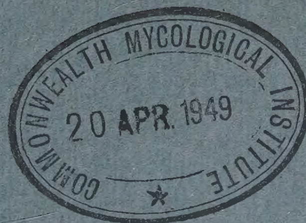
АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIII

5

СЕНТЯБРЬ — ОКТЯБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1948 ЛЕНИНГРАД

ОТ РЕДАКЦИИ

Недавно прошедшая сессия Всесоюзной Академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина 31 VII—7 VIII 1948 своей работой ознаменовала торжество передовой советской биологической науки и крах буржуазных идеалистических и формальных теорий в биологии.

Учение знаменитого преобразователя природы акад. И. В. Мичурина, развитое и обогащенное его последователями, возглавляемыми акад. Т. Д. Лысенко, произвело революционный переворот в биологической науке. Сила мичуринской биологии, представляющей собою цельную и стройную систему воззрений на живую природу, основана на великом учении Маркса — Энгельса — Ленина — Сталина и непосредственной действенной связи науки с практикой социалистического строительства.

Доклад акад. Т. Д. Лысенко «О положении в биологической науке», одобренный Центральным Комитетом ВКП(б), является программным и руководящим для советских ботаников. Очередные задачи, стоящие в настоящий момент перед советскими ботаниками и их научным журналом, это — до конца выкорчевывать морганистско-вейсманистские тенденции в науке, развивать творческий дарвинизм, свободный от идеалистических и формальных наслоений и всемерно сблизить и слить вопросы теории и практики в области ботаники.

Ботанический Журнал до настоящего времени, за исключением немногих статей, был оторван от современной практики, от нужд социалистического сельского хозяйства. Тематика его носила сугубо академический характер. Большинство авторов Журнала объективистски излагали опыты и точки зрения иностранных ученых, не подвергая их критике с позиций советской ботанической науки.

В дальнейшем редакция Ботанического Журнала ставит перед собою задачу широко пропагандировать мичуринское учение, освещать на страницах Журнала новейшие достижения творческой советской биологии, приблизить Журнал к нуждам социалистического строительства, помещая в нем статьи, имеющие большое значение для советского народного хозяйства.

Ботанический Журнал будет вести решительную борьбу со всякого рода метафизическими объяснениями природных явлений, помня замечательные слова акад. Т. Д. Лысенко о том, что «биологи очень мало занимались изучением соотношений, природно-исторических закономерных связей, которые существуют между отдельными телами, отдельными явлениями, между частями отдельных тел и звеньями отдельных явлений. Между тем только эти связи, соотношения, закономерные взаимодействия и позволяют познать процесс развития, сущность биологических явлений» (О положении в биологической науке, стенографический отчет, 1948, стр. 37—38).

Ботанический Журнал должен стать и будет боевым органом передовой советской ботаники, все усилия которой должны быть направлены на содействие тем задачам, которые поставлены партией и правительством в разных областях народного хозяйства на пути перехода от социализма к коммунизму, по которому ведет нашу страну великий Сталин.

З. Н. Смирнова

О ЗНАЧЕНИИ МЕТОДА ПЕРЕСАДОК ПРИ ИЗУЧЕНИИ ПОЛИМОРФНЫХ ВИДОВ МХОВ

С 1 табл. рисунков

(Получено 20 IX 1947)

Явление полиморфизма, широко распространенное в различных группах мхов, особенно у водных или земноводных их представителей, всегда осложняет их изучение. Обладая чрезвычайно сильной ответной реакцией на изменение среды, такие мхи дают множество экологических форм, в разных географических зонах возникают особые географические расы их со своими экологическими формами и т. п. Изменению подвержены не только морфологические признаки (гаметофита и отчасти спорофита), но также и анатомические. При этом уклонения от типа иногда настолько сильны, что формы одного вида становятся похожими на формы другого вида (так называемые параллельные формы).

Невозможность достаточно быстро разобраться в обилии форм, находимых в природе, вызвала создание некоторыми бриологами (напр., по р. *Drepanocladus* — Ротом, Варнсторфом и др.) большого количества новых «видов». Многие из этих «видов», при углубленном изучении их, сызнова низводятся в число разновидностей или форм. Чаще всего истинное таксономическое значение каких-либо критических видов выясняется путем непосредственных, иногда долголетних, наблюдений в природе — отыскиванием или переходов между этими «видами», или их совместного произрастания (в одной дернинке), или каких-либо других показателей их систематического положения.

Лучшее решение спорных вопросов систематики мхов, несомненно, мог бы дать эксперимент, который и применяется с этой целью некоторыми бриологами и гепатикологами. Так, монография рода *Scapania* Буха (H. Buch, 1928) составлена на основании его экспериментальных исследований и наблюдений в природе. А. Н. Данилов и К. И. Ладыженская (1934) изучали экспериментально морфологическую изменчивость *Drepanocladus aduncus* (Hedw). Mkm. К. И. Ладыженская (1945) придает большое значение эксперименту в лабораторных условиях, предупреждая, однако, против переоценки метода опытных культур. Особенно ценные результаты, по ее мнению, получаются, если опыты являются завершением и проверкой наблюдений, сделанных в природе.

Однако техника экспериментов сложна и недоступна большинству бриологов. Кроме того, при постановке опытов в лабораторных условиях не всегда можно создать условия, близкие к природным (напр., совокупность условий, сопровождающих чередование времен года и т. п.), что особенно необходимо при изучении полиморфных видов. Лабораторные опыты часто мало объясняют нам условия возникновения в природе тех

или иных форм, не выясняют связи известных форм с определенными экологическими факторами; кроме того, не всегда выводы, полученные при лабораторном эксперименте, можно распространить на растения, выросшие в природных условиях.

Другой способ решения спорных вопросов систематики мхов — это эксперимент в природной обстановке, а именно, — метод «пересадок», когда растение с определенными признаками пересаживается из одних условий в другие в природной же обстановке. Этим методом широко пользовались и пользуются систематики цветковых (напр., Н. М. Павлова, 1923, и мн. др.), а также и геоботаники при изучении природных факторов распределения растений (А. П. Шенников, 1942). Подобные пересадки, конечно, могут применяться в бриологии не во всех случаях, и в разных случаях требуют разной методики. Наиболее проста она при изучении водных мхов.

Пересадки, кроме простоты выполнения, имеют по сравнению с лабораторным экспериментом еще ряд других преимуществ. Так, при пересадке растения, хотя и перемещаются из одних условий в другие, но все же остаются в природной обстановке. При пересадке можно подобрать желаемую степень изменения определенного фактора среды, например разную степень погружения мха в воду одного и того же водоема, сохраняя прежней общую совокупность условий местопроизрастания. Пересадки возможно осуществить в значительно бóльших масштабах, чем лабораторные эксперименты и т. п. Кроме того, при этом методе исследователь избавляется от ухода за опытными растениями в период между наблюдениями.

Несомненно, что этот метод имеет и ряд недостатков. Прежде всего, возможна недооценка влияния некоторых экологических факторов, так как учет их бóльшею частью недостаточно точен; всегда также есть риск, что часть пересаженных экземпляров случайно будет уничтожена; не всегда из-за условий вегетационного периода, следующего за пересадкой, удается получить желаемое воздействие на опытные растения (напр., неожиданное пересыхание водоема в исключительно жаркое лето) и т. п. Но все же этот способ эксперимента в природе значительно более прост, чем культуры в лаборатории, требует минимального труда и средств и, по нашему мнению, должен получить в бриологии широкое применение. По сути дела, он должен предшествовать, если возможно, лабораторным опытам, которые явятся уже проверкой выводов, полученных при пересадках. Обычно пересадки наземных мхов удаются довольно легко, и внедрение этого метода в практику бриологии принесло бы, вероятно, большую пользу при решении некоторых вопросов систематики. К сожалению, бриологическая литература еще очень бедна описаниями опытов подобного рода.

Работа Л. И. Савич-Любицкой (совместно с В. В. Адамовым, 1925) с лизиметрами на Минской болотной опытной станции преследовала другие цели, а именно — изучение влияния изменения уровня грунтовых вод на характер растительности монолитов, взятых с типовых болотных участков Комаровского опытного болота. Монолиты оставлялись в лизиметрах на том же болоте на открытом воздухе. При изменении условий увлажнения получилась смена одних моховых ассоциаций другими и частичное угнетение прежних. Попутно были сделаны наблюдения над переходом одних цветных разновидностей сфагновых мхов в другие. Работа эта не была, к сожалению, доведена до конца.

Метод пересадки был применен А. А. Корчагиным (1925) с целью выяснения происхождения и систематического положения формы «nigrescens» у видов р. *Polytrichum*, рассматриваемой иногда как *P. nigrescens* (Warnst.) Mikut. А. А. Корчагин пересаживал целыми дернинами

P. gracile Dicks., *P. Schwartzii* Hartm. и *P. strictum* Banks. — с зелеными побегами и светлыми колпачками коробочек из незаливаемых участков болота в заливаемые и обратно — темные дерновинки с темноокрашенными колпачками из заливаемых частей болота на незаливаемые. Через 2 года (1927 г.)[1] ему удалось наблюдать у первых — полное почернение дерновинок и колпачков, и развитие новых, уже зеленых, частей побегов и светлых колпачков — у вторых.

Работая над видами рода *Drepanocladus* (C. Müll.) Roth и, в частности, над его видом *D. exannulatus* (Gümb.) Warnst., обладающим большим полиморфизмом, мне оказалось необходимым проверить устойчивость некоторых их морфологических признаков. С этой целью, в августе 1946 г., я решила заложить в Хибинах опыты пересадки различных видов р. *Drepanocladus* и их форм из одних условий в другие. Для этих опытов, прежде всего, надо было подыскать какой-нибудь водоем совершенно свободный от каких бы то ни было представителей этого рода. На левом берегу р. Вудъявриока близ Полярно-альпийского ботанического сада одно озерко оказалось вполне удовлетворяющим этому требованию. Оно расположено в углублении на плато, покрытом верещатником с черникой и голубикой, и достигает около 30 м в поперечнике. Берег озера покрыт *Polytrichum commune* L. и *Juncus filiformis* L. или совершенно лишен мохового покрова. Встречаются отдельные дерновинки *Sphagnum Girgensohnii* Russ. Кое-где по берегу разбросаны валуны. Местами в воде у берега — редкие заросли *Eriophorum angustifolium* Roth. Дно озера покрыто обильными крупными и мелкими валунами, между которыми плавают стебельки *Sphagnum cuspidatum* Ehrh., не найденного в других озерах. РН озера[2] — 5.75. В дальнейшем я буду называть это озеро «Опытным», так как оно не носит, повидимому, еще никакого названия.

В августе 1946 г. мною были произведены в Опытное озеро многочисленные пересадки: из небольшого озерка «Кутькина лужа», расположенного на той же равнине ближе к шоссе, пересажены *D. exannulatus* var. *pinnatus* Boul. f. *Rotae* и var. *brachydictyus* Ren.; с берега озера Болотного и из заводей рр. Кукисиок и Вудъявриок — различные формы этого же вида; с берега оз. М. Вудъявра — *D. revolvens* Sw. и *D. badius* (Hartm.) Warnst.; со склонов горы Вудъяврчорра — *D. uncinatus* var. *subjulaceus* Br. eur.; из болота в долине р. Юкспориок — *D. fluitans* (L.) Warnst. Пересадки производились как в самую воду озера, так и под камни, на камни, на мелкозём берега и в заросли пушицы. Затем был зарисован схематический план посадок, а части пересаженных дерновин — загербаризированы. Помимо Опытного озера, некоторое количество пересадок было сделано и в другие водоемы, например в озерко «Кутькина лужа» и в заводь на берегу р. Вудъявриока.

В 1947 г., в конце июля, мною произведено детальное исследование пересаженных дерновинок. Большинство из них чувствовало себя хорошо, особенно *D. exannulatus*, но развитие новых побегов происходило неодинаково: у одних — новообразовавшиеся побеги являлись продолжением главного стебля, т. е. развились из верхушечной почки, у других же — рост последней был прекращен и дальнейшее развитие происходило за счет новообразований из боковых почек в пазухах листьев. Лишь очень немногие дерновинки совсем почти не дали новых побегов.

При обработке исследовались листья прошлогодней части побега и листья новообразований и делались зарисовки их при помощи рисовального прибора с живого материала.

---

[1] В 1926 г. результат получился неясный из-за поздней весны, задержавшей развитие молодых побегов и спорогонов у пересаженных дерновин, а также вследствие слабого затопления их болотными водами.

[2] По определению почвенной лаборатории Кольской базы АН СССР.

Не описывая всех наблюдавшихся изменений, я остановлюсь лишь на нескольких примерах, давших уже за 1 год определенное решение или освещение того или иного вопроса систематики. Так как лето 1947 г. отличалось от лета 1946 г. бóльшим количеством осадков и меньшим количеством жарких дней, то уровень воды в озерах в долинах рр. Вудъявриок, Болотной и Саамской был более высоким, чем в предшествующее лето. Поэтому пересадки из глубокой воды на более мелкие места удались не все и часть пересаженных экземпляров оказалась погруженной в воду. Обратные же пересадки — из мелкого места или с берега в воду — удались вполне.

Перейдем к рассмотрению листьев (*а*) старых частей и листьев новообразований (*б*).

1. На пересаженных экземплярах *D. badius* наблюдалось слабое развитие новых побегов, отходивших обычно сбоку от главного побега. Листья этих побегов были яркозеленого цвета с прямыми верхушками, на которых часто развивались ризоиды; они заметно отличались от желтых и серповидных листьев на старых частях побегов. Но размер листьев, клеточная сеть, жилка остались неизмененными. В 1946 г. эти дерновинки *D. badius* были взяты на берегу оз. Мал. Вудъявра, где этот вид образует кочечки, приподнимающиеся над поверхностью влажного сапропеля. В Опытном озере они развивались под водой на небольшой глубине в течение года. Ортофильность и развитие на листьях ризоидов можно объяснить, именно, погружением в воду (ср. Ingham, 1908), а изменение окраски — уменьшением инсоляции, вызванным этим погружением.

2. Экземпляры *D. revolvens* Sw. были пересажены вместе с *Calliergon sarmentosum* (Wahlenbg.) Kindb. из той же «Сапропелевой лужи» на бер. оз. Мал. Вудъявра. Они оба отличались пышным ростом и интенсивной черно-красной окраской. Однако в 1947 г. оказалось, что *Calliergon sarmentosum* прекрасно перенес пересадку и развил мощные перистоветвистые молодые побеги лишь несколько более бледной окраски, а от *D. revolvens* остались лишь немногие тоненькие зеленые побеги с более мелкими и более узкими листьями. Даже старые листья, черно-красные до пересадки, стали через год зелеными, с едва заметным розоватым оттенком. Погружение в воду прекратило рост главного побега и изменило характерную для *D. revolvens* окраску в зеленую. Это связано с меньшей инсоляцией, с меньшим минеральным питанием и, вероятно, с другим pH воды.

3. *D. uncinatus* var. *subjulaceus* с более широкими и менее складчатыми листьями, пересаженный с г. Вудъяврчорр на берег Опытного озера, через год дал обыкновенную равнинную форму, обильно плодоносящую.

4. *D. fluitans*, пересаженный из «Кутькиной лужи» в Опытное озеро в 1946 г., дал обильные новообразования, как из самой верхушки главного побега, так и из боковых ветвей. Как старые, так и вновь развившиеся листья — узкие, с тонкой жилкой и б. ч. с ризоидами.

Совершенно другая картина наблюдалась на экземплярах *D. fluitans* с конусовидным характером роста [1] дерновинок, собранных в мочажинах на болоте в долине р. Юкспориока. Такие «конусы» *D. fluitans* были высажены на мелкозем на берегу Опытного озера. Через год они сильно пожелтели и, повидимому, находятся на пути к гибели. На них наблюдаются лишь единичные новообразования в виде тончайших побегов, загнутых на верхушках. Листья этих побегов, однако, мало отличались от старых: как обычно все молодые листья, они были несколько у́же и более интенсивнозеленого цвета.

---

[1] Причины такого конусовидного роста еще не вполне выяснены.

5. Наибольший интерес представляют пересадки *D. exannulatus* (Gümb.) Warnst. Так, экземпляры его f. *Rotae* (De Not.) Mkm., пересаженные из озерка «Кутькина лужа» с pH 6.26 в Опытное озеро с pH 5.75, прекрасно в нем развивались, сохранив все свои отличительные признаки, что вполне согласуется с данными Э. Застров (1934), по которым изменение pH в пределах от 4.0 до 6.5 не отражается на изменении морфологических признаков погруженных экземпляров *D. exannulatus* (листья длинные, узкие, слегка пильчатые, с сильной жилкой). В то время как старые листья на пересаженных мною экземплярах почти совершенно разрушены, с торчащей в виде ости жилкой, новые листья вполне типичны, с мощной выходящей жилкой. Это та же прямолистная subf. *irrigata* Ren. с очень удлиненными листьями как и исходный материал (дл. листа в 10 раз больше ширины). Иногда на кончиках побегов наблюдается розовая окраска. Следовательно, несмотря на перенесение из одного водоема в другой, более глубокий и с более низким pH, с более чистой и более бедной солями водой (судя по развитию в нем *Sph. cuspidatum*) f. *Rotae*, будучи погруженной в воду, сохраняет все свои особенности.

Посмотрим теперь, как ведут себя другие формы *D. exannulatus*, пересаженные в воду Опытного озера (см. на рисунке детали *1—7*).

a) f. *robustior* Mkm. Это очень распространенная в Хибинах форма с широкими, почти треугольными листьями, с мощной, большей частью пурпуровой у основания жилкой и большими, многоярусными, выпуклыми ушками, достигающими жилки. Края листа пильчатые. Клеточная сеть укороченная, типа *brachydictyus*. Пересадку в воду эта форма хорошо перенесла и через год дала много новых побегов, но листья на них узкие (*1*), значительно более длинные, чем у исходной формы, по краю пильчатые. Жилка идет в самый кончик листа. Клеточная сеть состоит уже из смеси узких и длинных клеток с более короткими. Различие в форме и структуре листа старых и новых побегов поразительное. Кроме того, у водных листьев наблюдается очень сильное низбегание ушков по стеблю, как это обычно наблюдается у водных форм р. *Drepanocladus*. Близ жилки встречаются пустые клетки, отмеченные лишь для f. *tundrae* (Arn.) Mkm. от *D. exannulatus*.

b) При пересадке не всегда из f. *robustior* получаются побеги с такими вытянутыми листьями. На других дерновинках наблюдались листья, хотя и сильно суженные по сравнению с исходными, но не столь удлиненные. Это наблюдается у экземпляров, новообразовавшиеся побеги которых выставляются из воды и начинают наползать на камни (*6*). Старый лист (*а*) очень широкий с многоярусными ушками; верхние листья (*б*) узкие с ушками из одного ряда клеток, а переходные листья (*в*) — более короткие, но еще более широкие чем листья *б*, с двурядными ушками. У всех новообразовавшихся листьев жилки более тонкие и более длинные, чем у листа f. *robustior*. Таким образом, пересадка в воду сильно изменяет форму и структуру листа f. *robustior*, при погружении приближая ее к таковой у f. *Rotae* (ср. Смирнова, 1948).

Весьма возможно, что более длительное пребывание в воде преобразит лист f. *robustior* в типичный лист f. *Rotae*, за что говорит сходство полученного листа (*1*) с листом переходного к f. *Rotae* экземпляра с берега «Кутькиной лужи» у уреза воды (из наших наблюдений 1946 г.).

c) Var. *brachydictyus* (*4*) при пересадке ее в воду Опытного озера также развила через год узкие длинные листья, совершенно непохожие на листья исходной формы (*б*). Листья, взятые с границы старой и новой части побега, обнаруживают переходный характер (*в*). Изменение формы листа сопровождается утончением жилки, удлинением ее, вытягиванием кончика листа, изменением типа клеточной сети, измене-

нием ушков и низбегания листа. Лист делается похожим на лист f. *submersa* Mkm. Такое же изменение прямолистной формы var. *brachydictyus* в узколистную форму показывает деталь *2*.

d) Наконец, f. *tundrae* — с загнутыми кончиками довольно широких листьев, взятая в долине между р. Вудъявриок и оз. Болотным (*5, а*) после пересадки в воду Опытного озера, дала побеги с узкими листьями, без загнутых верхушек, с более тонкими жилками и с менее выпуклыми ушками (*б*). Загнутых верхушек не обнаружено уже и у переходных листьев, взятых на границе прошлогоднего побега и вновь образовавшегося после пересадки (*в*).

Drepanocladus exannulatus (Gümb.) Warnst.

Переходы:

1—f. *robustior* в форму близкую к f. *Rotae*; *2*—f. *orthophylla* ряда *brachydictyus* в узколистную форму ряда *pinnatus*; *3*—f. бл. к f. *Rotae falcifolia* в var. *brachydictyus*; *4*—var. *brachydictyus* в узколистную форму ряда *pinnatus*; *5*—var. *brachydictyus* f. *tundrae* в узколистную форму; *6*—f. *robustior* в узколистную форму через var. *brachydictyus*; *7* — f. *Rotae* в форму с загнутым кончиком, похожую на f. *tundrae* (×13).

Не останавливаясь более на пересадках из сравнительно мало обводненных местообитаний в воду Опытного озера, перейдем к рассмотрению обратных пересадок — погруженных форм в более мелководные части озера или на его берега. Таких пересадок было произведено также достаточное количество, но удались они не все, так как лето 1947 г. было значительно более дождливым по сравнению с исключительно жарким 1946 г., и часть пересадок на берег, поэтому, оказалась не вне воды, а в мелкой воде, мелководные же — под водой. Но все же часть опытов удалась вполне, и мы можем проследить изменение длиннолистных погруженных форм *D. exannulatus* в другие — сухопутные.

F. *Rotae*, высаженная или выброшенная водой на берег, очень часто дает своеобразную форму, у которой плотно прилегающие длинные верхушечные листья боковых веточек и главного побега образуют зеленую или красноокрашенную шелковисто-блестящую сжатую «кисточку». Эти кончики могут быть образованы прямыми, или чаще серповидными листьями, и придают растению очень своеобразный облик.[1] Клеточная

[1] По описанию походит на *D. trichophyllus* (Warnst.) Mik.

сеть этих верхушечных листьев в нижней части их — узкая и длинная (типа *pinnatus*), а в верхней — более короткая (типа *brachydictyus*). Те же части побега f. *Rotae*, которые остались погруженными в воду, таких верхушек не развивают и несут более длинные, расставленные листья. Иногда же f. *Rotae* на берегу дает листья типа переходного к f. *submersa* (с пильчатым краем) и к var. *brachydictyus* (с короткой клеточной сетью).

Полный переход осуществляется, повидимому, в более длительные, чем один год, сроки, или же в приведенных выше случаях имело место периодическое погружение береговых экземпляров в воду (например, после дождей), что и могло задержать полное преобразование f. *Rotae* в береговую var. *brachydictyus*. Деталь *3* дает картину такого перехода от длинных серповидных красноватых листьев [форма с мощной жилкой, близкая к f. *Rotae* subf. *falcifolia* (Ren.) Mkm.] — в короткие.

Таким образом, при помощи пересадок в природной обстановке из одних условий в другие, можно изучать воздействие на мхи экологических факторов, понимая под ними, согласно А. П. Шенникову (1942), все элементы физической среды. О чем же говорят нам результаты пересадок различных видов р. *Drepanocladus*? Прежде всего, о возможности при пересадке получить довольно быстро у некоторых видов этого рода переход одной формы в другую, что согласуется с данными, полученными для высших растений в опытах Клаузена, Кека и Хизи (1942). Изменения, возникающие при этом под влиянием новых условий среды, иногда настолько значительны, что новообразования сильно отличаются (морфологически и анатомически) от исходной формы. У цветковых травянистых растений вся надземная продукция предыдущего периода вегетации большей частью нацело отмирает, у мхов же — побеги, в том числе и листья, сохраняются в большинстве случаев за несколько лет, что дает возможность легко установить изменения признаков подопытного экземпляра.

Сопоставив результаты пересадок с нашими прежними данными (1948), можно притти к следующим выводам. Так, *D. exannulatus* var. *Rotae* De Not., не является самостоятельным видом *D. Rotae* (De Not.) Warnst., а лишь формою, вызываемой полным погружением мха в воду. Существенное значение при этом имеет, повидимому, также и низкая температура воды, так как f. *Rotae* чаще всего встречается в горах и на севере. При выходе же обратно на берег, она снова теряет свои характерные признаки и становится формой с невыходящей жилкой, укороченным листом и короткой клеточной сетью, типа *brachydictyus*.

Что же касается *D. uncinatus* var. *subjulaceus* Br. eur., то, по нашим наблюдениям в Хибинских горах, эта разновидность связана с большей влажностью воздуха местообитания: так, части дерновинок под камнями вдоль горных ручьев представляют мощные особи var. *subjulaceus*, тогда как сильно освещаемые солнцем и, следовательно, более сухие части тех же дерновинок являются обычным *D. uncinatus*. Быстрый переход экземпляра var. *subjulaceus* в обычную равнинную форму (с коробочками), наблюдаемый при пересадке на берег Опытного озера, приводит нас к такому же выводу. Повидимому, *D. uncinatus* находит в горах и на крайнем севере какие-то условия (наряду с повышенной влажностью воздуха), вызывающие особенно пышный рост его, сопровождаемый обычно стерильностью. К сожалению, пересадки в 1946 г. var. *subjulaceus* под воду Опытного озера, а также в горных речках, не удались.

Различные виды могут обладать различной пластичностью, различной степенью приспособленности к среде, различным характером их реакции на среду, различной быстротой этой реакции, как это мы и видели на примере видов р. *Drepanocladus*. Эти биологические свойства вида так же

могут быть выявлены и подвергнуты анализу при помощи метода пересадок.

Из наших опытов ясно выступает, что *D. exannulatus* обладает несравненно бо́льшей пластичностью, чем все остальные исследованные нами виды (*D. fluitans, D. uncinatus, D. revolvens* и *D. badius*). Бросается в глаза также быстрая реакция этого вида на погружение в воду или выхождение из воды. К сожалению, вследствие отсутствия или редкости в Хибинах других видов (напр., очень полиморфного *D. aduncus*), они не были использованы в наших опытах. *D. fluitans,* считающийся также достаточно изменчивым, обнаружил в этих же условиях значительно меньшую пластичность. *D. revolvens* и *D. badius* — наиболее константные виды; у них при пересадках изменяется лишь окраска; форма листа, жилка, ушки более или менее сохраняют свои прежние признаки.

Что же касается *D. exannulatus* f. *tundrae,* то выяснилось, что при пересадке в воду эта форма теряет загнутые кончики листьев. При высадке же некоторых экземпляров *D. exannulatus* var. *pinnatus* (*7*) на берег Опытного озера — у новообразований на нескольких листочках появились загнутые кончики — типа f. *tundrae* (*7 в*). Из этого можно заключить, что мнение, высказанное нами в «Этюдах по изменчивости» (1948) о причинах появления этого признака — вполне правильно и f. *tundrae* действительно возникает под влиянием определенных климатических факторов (иссушающего воздействия ветров и рецидивов холода), воздействие которых отпадает при погружении особей этой формы в воду.[1] Кроме того, накапливается материал, показывающий, что тундровые формы, т. е. с загнутыми кончиками листьев, могут возникать у разных форм *D. exannulatus,* следовательно, f. *tundrae* ни в коем случае нельзя принимать за самостоятельный вид *D. tundrae* (Arn.) Loeske, как это делает Персон (1942).

Вопросы изменчивости мхов еще недостаточно разработаны. В будущем, при их изучении, метод пересадок будет особенно ценен. Вопросы региональной дифференциации видов у мхов также мало изучены, а они, несомненно, потребуют опытов по пересадке мхов из одних районов в другие, как это было проделано в отношении высших растений (Клаузен, Кек и Хизи и др.). Изучению моховых ценозов уделяется еще мало внимания, что является результатом недостаточной изученности элементов, их составляющих. И именно этот первый этап, который В. Ф. Купревич (1947) признает важным и исходным, должна пройти бриология. Указываемые В. Ф. Купревичем возможные направления сравнительного физиолого-морфологического изучения растений в будущем будут также путями изучения и мхов. При всестороннем экспериментальном изучении мхов, при анализе их морфологических приспособлений, при изучении их пластичности и ряда других вопросов — метод пересадок найдет свое применение и, несомненно, окажется весьма полезным.

ЛИТЕРАТУРА

Адамов В. В. и Л. И. Савич (1925). Растительные ассоциации Комаровского болота в лизиметрах вегетационного павильона Минской болотной опытной станции. Зап. Белорусск. Гос. инст. сельск. и лесн. хоз. в память Октябрьск. Рев., вып. 4., Минск. — Данилов А. Н. и К. И. Ладыженская (1934). Модификационная изменчивость мха *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Mkm. Сов. бот., 6, Л. — Купревич В. Ф. (1947). О задачах и возможных путях эксперим. изучения растений в естеств. условиях. Б. Ж. СССР, 32, 5, М.—Л. — Ладыженская К. И. (1945). Печеночные

[1] На погруженных экземплярах появление загнутых листьев возможно, если кончики побегов выставляются из воды, как это было обнаружено мною на одном водном образце *D. exannulatus* в гербарии БИН'а АН СССР. Таковы же, повидимому, и экземпляры *D. tundrae* из озер Швеции, упоминаемые Персоном (1944).

мхи как объект экспериментальных исследований. Сов. бот., 6, Л. — Павлова Н. М. (1923). О мелких систематических единицах сборного вида *Plantago major* L. ЖРБО, 8. М.—Л.—Смирнова З. Н. (1948). Этюды по изменчивости видов рода *Drepanocladus* (C. Müll).. Roth. (Автореферат). Рефераты работ учреждений биоотделения АН СССР за 1946 г. — Шенников А. П. (1942). Природные факторы распределения растений в экспериментальном освещении. Ж. совр. биол., 3,5, М.—Л.—Buch H. (1928). Die Scapanien Nord-Europas und Sibiriens. I, II. Soc. sci. Fenn. Comment. biol., III, I. Helsingfors. — Clausen Y., Keck D. [u. Hiesey W. (1942). Experimental Studies on the nature of species. Carn. Inst. Wash., Publicat., 520. — Ingham W., Jork B. A. (1908). Notes on the *Harpidia*. Rev. bryol., 2. — Korczagin A. A. (1928). Etude experimentale de la var. *nigrescens* du genre *Polytrichum*. Ann. Bryol., I, S'Gravenhage. — Persson H. (1944). Existence de Mousses au fond des lacs en Suède. Trav. bryol. dédiés à T. Husnot. Rev. bryol. et lichenol., XIII, 2. — Zastrow Elsa (1934). Experimentelle Studien über die Anpassung von Wasser- und Sumpfmoosen. Pflanzenforsch., herausgeg. v. Prof. Dr. R. Kolkwitz, Berlin — Dahlem. H. 17, Jena.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии Наук СССР
Ленинград

Т. А. Работнов

О ВЛИЯНИИ МИНЕРАЛЬНЫХ УДОБРЕНИЙ НА РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СУБАЛЬПИЙСКИХ ЛУГОВ

(Получено 20 X 1946)

В 1940 г. на территории горного опытного поля Ставропольской опытной станции животноводства (урочище Шит-жет Мес в 25 км к югу от Кисловодска) были заложены два опыта по изучению влияния повторного внесения минеральных удобрений на урожайность и состав луговых травостоев. Опыты заложены на типичных для района работ лугах нижнего субальпийского пояса (абс. выс. 1950 м): 1) на сухом остепненном лугу на довольно крутом (25°) юго-восточном склоне, 2) на влажном злаково-разнотравном лугу на северо-восточном более пологом (17°) склоне. Почвы горнолуговые, черноземовидные.

Схема опыта: O, N, P, K, PK, NK, NP, NPK. Удобрения вносились поверхностно в виде сернокислого аммония, калийной соли и суперфосфата из расчета 60 кг действующего начала в 1940, 1941 и 1942 гг. В 1943 г. удобрения внести не удалось. На 2-й год опыта (1941 г.) травостои по отдельным вариантам опыта уже резко отличались друг от друга.

В связи с начавшейся в 1941 г. войной и оккупацией в 1942 г. района работ немецкими захватчиками, учет изменений растительности удалось провести лишь в 1943 г. Некоторые результаты этих учетов излагаются в настоящей статье.

Изменения в составе и сложении травостоев

Флористический состав травостоев за период с начала опыта еще не изменился. В последующие годы следует ожидать выпадения из травостоев ряда мало обильных видов со слабой конкурентной способностью, в результате подавления их более конкурентно-способными в условиях внесения удобрения растениями, как это установлено работами Лооза и Джильберта (Lowes and Gilbert), Штеблера и Шретера (Stebler и Schroeter, 1897); Клаппа (Klapp, 1931) и др.

Значительные изменения произошли в составе преобладающих видов и в жизненном состоянии слагающих ценозы растений.

На северном склоне на месте невысоких (средняя высота 25—30 см) с относительно небольшой полнотой (60%) травостоев с явным преобладанием разнотравья (*Anemone fasciculata*, *Inula glandulosa*, *Primula Ruprechtii*, *Plantago saxatilis*, *Polygonum carneum* и др.) и сравнительно небольшим участием в травостоях осоково-злаковой группы (*Bromus variegatus*) и менее обильно *Festuca varia*, *Carex humilis*,[1] возникли иные травостои:

[1] В районе наших работ, видимо, встречается не *Carex humilis*, а *C. Buschiorum*. За отсутствием плодов она не могла быть точно определена.

а) Под влиянием внесения азотных удобрений образовались более сомкнутые (полнота 80%) и несколько более высокорослые разнотравно-злаковые травостои с преобладанием *Bromus variegatus*. Полнота травостоя возросла главным образом за счет увеличения обилия осоково-злаковой группы и частично за счет — разнотравья. Помимо *Bromus variegatus*, на внесение азотных удобрений положительно реагировали: *Brachypodium pinnatum* и в несколько меньшей степени *Poa longifolia*, *Phleum Boehmeri*, *Koeleria caucasica* и *Avena pubescens*. Изменения в обилии *Festuca varia* и *F. sulcata* не отмечено. Из разнотравья на внесение азотных удобрений особенно благоприятно реагировали: *Heracleum pubescens*, *Polygonum carneum*, *Astrantia Biebersteinii*, *Cephalaria gigantea*, *Crepis sibirica*, *Plantago saxatilis*. Обилие *Trifolium pratense* и *Onobrychis Biebersteinii* снизилось. По внешнему виду и сложению травостои на делянках, удобренных сульфатом аммония, мало отличались от контрольных.

б) Под влиянием внесения фосфорнокислых удобрений образовались густые (полнота 90%), довольно высокие (40—50 см) травостои с преобладанием бобовых, главным образом *Trifolium pratense*, менее *Onobrychis Biebersteinii* и *Vicia variabilis*. На контрольных делянках все эти виды бобовых представлены малообильными с более или менее ясно выраженными признаками угнетения экземплярами. Обилие осоково-злаковой группы изменилось незначительно. Несколько видов злаков реагировали на внесение фосфорнокислых удобрений более положительно, нежели на внесение азотных удобрений: *Poa longifolia*, *Phleum Boehmeri*, в меньшей степени *Avena pubescens* и *Koeleria caucasica*. *Bromus variegatus* положительной реакции к фосфорнокислым удобрениям не проявил. Из разнотравья положительная реакция на фосфорнокислые удобрения отмечена для *Heracleum pubescens* и *Crepis sibirica*. По внешнему виду и сложению травостой делянок, удобренных суперфосфатом, резко отличен от контрольных.

в) Под влиянием совместного внесения азотных и фосфорнокислых удобрений сформировались густые (полнота 90%), довольно высокие (40—50 см высоты) травостои с преобладанием, наряду со злаками бобовых и бурьянистого разнотравья. Из злаков преобладает *Bromus variegatus*. Злаки, положительно реагировавшие на внесение фосфорнокислых удобрений (*Phleum Boehmeri, Poa longifolia, Avena pubescens*), еще в большей степени повысили обилие. Низкорослая светолюбивая *Carex humilis* в густых травостоях этого типа, повидимому, испытывала угнетение и снизила обилие. Достаточно обильно здесь представлены *Trifolium pratense*, *Onobrychis Biebersteinii* и *Vicia variabilis*. Обилие первых двух видов снизилось по сравнению с делянками, удобренными лишь одним суперфосфатом. Обилие же ползучекорневищевых и корнеотпрысковых бобовых (*Vicia variabilis, V. truncatula, Trifolium alpestre, T. ambiguum*, *Orobus cyanus*) при этом существенно не изменилось. Это объясняется тем, что ползучекорневищевые и корнеотпрысковые бобовые успешнее конкурируют с благоприятно-реагирующими на азотные удобрения злаками, нежели кустовые, как это отмечено А. П. Шенниковым (1941, стр. 125). Из разнотравья особенно благоприятно реагировали: *Heracleum pubescens* (обильные генеративные стебли, которые многочисленными зонтиками создавали своеобразный аспект в конце июля), *Chaerophyllum aureum*, *Crepis sibirica*, *Aconitum nasutum*, *Polygonum carneum*. Характерно более обильное, нежели на других вариантах, присутствие *Rumex acetosa* и *Silene latifolia*. Не снизила обилия *Anemone fasciculata*, представленная здесь пышноразвитыми особями. Ряд низкорослых растений (*Galium vernum*, *Melampyrum arvense* и др.) под влиянием угнетения пышно разросшимися более высокорослыми травами,

снизили обилие. Это отмечено и для делянок, удобренных лишь суперфосфатом.

По внешнему виду и сложению травостои делянок, удобренных азотными и фосфорнокислыми удобрениями, отличаются не только от контрольных, но и от делянок, удобренных лишь суперфосфатом.

г) Внесение калийных удобрений, а также прибавление их к азотным, фосфорнокислым и азотно-фосфорнокислым не оказало существенного влияния на состав травостоев. Почвы изученных лугов достаточно обеспечены доступными для луговых растений соединениями калия.

д) Азотные и фосфорнокислые удобрения и их сочетания обусловили значительное увеличение полноты травостоев. Это произошло, по-видимому, не за счет возрастания числа побегов на единицу площади, а за счет их более пышного развития, как это видно из данных табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Число побегов на 1 м² на северном склоне по отдельным вариантам удобрения

Варианты опыта	O	N	P	K	PK	NK	NP	NPK
Количество побегов на 1 м²	4955	5407	4822	5302	4547	4416	4932	4912

В ряде случаев ежегодное внесение удобрений в связи с перестройкой травостоев приводит даже к снижению общего числа побегов, как это было отмечено Штеблером и Шретером (1887) при изучении влияния органических удобрений. Относительно стабильное состояние общего числа побегов на единицу площади не означает, конечно, отсутствия влияния удобрений на побегообразовательную способность отдельных растений. Под влиянием внесения удобрений ряд растений значительно увеличивает число побегов в кусте (примеры см. ниже), в то время как другие, конкурентная способность которых в условиях внесения удобрений снизилась, дают меньшее число побегов. Некоторые же, наиболее угнетенные особи отмирают или временно теряют способность давать надземные побеги. Количество всходов и растений с ювенильными листьями в густых травостоях (P, PK, NP, NPK) сильно уменьшается.

е) Параллельно увеличению полноты и пышности развития травостоев идет снижение обилия мхов (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Количество мхов в мг на 1 м² на северном склоне по отдельным вариантам удобрения

Варианты опыта	O	N	P	K	PK	NK	NP	NPK
Мхи в мг на 1 м²	14 600	1920	280	12 740	960	1100	600	20

Калийные удобрения не оказали влияния на моховой покров. Азотные удобрения значительно снизили его обилие. Еще большее снижение обилия мхов произошло на делянках, получивших фосфаты. Изменился видовой состав мхов: более светолюбивые мхи (*Pleurozium Schreberi*, *Rhytidium rugosum*, *Thuidium abietinum*) в густых травостоях (делянки с P, PK, NP, NPK) почти полностью отмерли. В этих условиях сохрани-

лись главным образом более теневыносливые мхи: *Mnium* sp., *Rhodobryum roseum*.[1]

Аналогичные изменения произошли в растительности южного склона.

Изменения в численности особей и в составе популяций отдельных видов

Для уяснения «механизма» изменений растительности под влиянием удобрений следует иметь в виду, что виды, слагающие ценозы, представлены популяциями особей, отличающихся друг от друга по возрасту и по жизненному состоянию.[2] Помимо того, отдельные особи находятся в окружении различных, по конкурентной способности и по отношению к удобрениям, растений. В результате — особи одного и того же вида, произрастающие в одном и том же ценозе, часто по-разному реагируют на изменения условий обитания, в нашем случае на внесение удобрений. В то время как одни из них могут проявить отрицательную реакцию к удобрениям и даже временно утратить способность давать надземные побеги или отмереть, другие реагируют положительно и повышают мощность вегетативных и генеративных органов. В популяции луговых многолетников, из которых в основном образованы луговые ценозы, входят различные группы растений [жизнеспособные семена; всходы; молодые растения с ювенильными, отличающимися по форме и размерам от взрослых, листьями; прематурные (переходные от ювенильных к взрослым); растения в вегетативной фазе с листьями взрослого типа; растения в генеративной фазе; особи, находящиеся в покоящемся состоянии в виде корневищ и пр.].[3]

Учет всех групп особей, слагающих популяции, очень трудоемок. Относительно легко, однако, провести подсчет особей, находящихся в генеративном и в вегетативном состоянии, а для некоторых видов, помимо того, определить число особей с листьями ювенильного типа. Такие подсчеты были проведены на северном склоне для *Anemone fasciculata, Heracleum pubescens, Primula Ruprechtii, Trifolium pratense* и на северном и южном склонах для *Onobrychis Biebersteinii*.

Учет ветреницы проведен на трансектах, расположенных вдоль склона, площадью в 10 м² (20 × 0.5 м) в трехкратной повторности (табл. 3).

Калийные удобрения не оказали существенного влияния на ветреницу. Внесение N и в особенности P, PK, NP и NPK обусловило сокращение числа особей (возможно, что часть особей при этом не отмерли, а лишь временно утратили способность давать надземные побеги). Сокращение числа особей, повидимому, не закончилось, так как среди оставшихся имеется еще довольно много угнетенных — кандидатов на отмирание. Большая же часть оставшихся благоприятно реагировала на удобрение, увеличив мощность вегетативных и генеративных органов, в результате чего общее проективное обилие ветреницы не снизилось, несмотря на значительное сокращение числа особей. Также существенно возросла семенная продуктивность ветреницы (табл. 4). Различное отношение отдельных особей ветреницы к удобрениям объясняется тем, что на эти удобрения положительно реагировали и другие произрастаю-

[1] Несомненные изменения под влиянием удобрений произошли и в численности животного населения (дождевых червей, насекомых и проч.).

[2] Здесь и ниже термин „популяция“ понимается не в генотипическом, а в биологическом (различие по возрасту и жизненному состоянию) смысле.

[3] Более подробно вопрос о составе популяций в луговых ценозах разобран нами в статье „Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа“. Бот. журн. СССР, XXX, 1945, № 4.

ТАБЛИЦА 3

Влияние удобрений на состав популяций у *Anemone fasciculata* L.

Варианты опыта	Колич. особей на 30 м²	Проективное обилие в %	Из них: генеративных		вегетативных		С прематурными листьями	
			всего	в %	всего	в %	всего	в %
O	280	10	57	20.3	182	65.0	41	14.7
N	233	10	62	26.6	141	60.5	30	12.9
P	189	10	53	28.0	114	60.3	22	11.7
K	268	10	65	24.3	160	59.7	43	16.0
PK	198	10	55	27.7	114	57.5	29	14.8
NK	153	8	31	20.3	109	71.2	13	8.5
NP	173	11	58	33.5	101	58.3	14	8.2
NPK	193	13	61	31.6	124	64.2	8	4.2

ТАБЛИЦА 4

Влияние удобрений на семенную продуктивность *Anemone fasciculata* L.

Варианты опыта	Количество изученных растений	В том числе особей, имеющих по 2—3 генерат. побега	То же (в %)	Число особей, имеющих по 1 генеративному побегу	То же (в %)	Среднее число цветков на 1 особь	Среднее число цветков на 1 соцветии	Среднее число семян на 1 особь	Среднее число семян на 1 соцветии	Среднее число семян на 1 цветок	Среднее число семян на 1 плод	% плодоцветения
O	103	15	14.5	88	85.5	5.4	4.7	33.5	29.3	6.2	7.7	81.4
N	102	10	9.8	92	90.2	5.4	5.0	39.6	35.2	7.3	8.6	84.3
P	73	14	19.1	59	80.9	6.4	5.3	56.8	48.6	8.8	9.8	90.0
K	112	11	9.9	101	90.1	5.4	4.9	34.3	31.0	6.3	7.7	82.4
PK	98	14	14.3	84	85.7	6.3	5.5	52.5	46.0	8.3	9.3	88.7
NK	107	15	13.8	92	86.2	5.8	5.1	45.9	40.3	7.8	9.1	85,8
NP	97	21	21.6	76	78.4	7.1	5.7	74.1	59.7	10.4	11.8	87.7
NPK	111	21	18.9	90	81.1	6.8	5.7	71.9	59.1	10.5	11.7	89.6

щие совместно с ней растения. Вследствие этого реакция особей ветреницы к удобрениям в конце-концов определялась теми изменениями, которые произошли под влиянием удобрений в их способности конкурировать с окружающими растениями. Более слабые по своему жизненному состоянию растения, находясь в окружении растений, конкурентная способность которых еще более возросла под влиянием удобрений, угнетались и отмирали или временно утратили способность образовать надземные побеги. Более «сильные» особи не только смогли противостоять конкуренции с соседями, но и значительно увеличили свою мощность. Из данных табл. 3 видно, что сокращение числа особей шло путем отмирания растений в вегетативной фазе, в том числе прематурных растений, т. е. за счет наиболее слабых, наименее конкурентно-способных особей. В то же время прематурные растения, составляющие группу наиболее слабых в конкурентном отношении особей, отмерли не полностью. Повидимому, часть их находилась в окружении растений, недо-

статочно конкурентно-сильных для их подавления. Число генеративных особей, представляющих группу наиболее сильных по своему жизненному состоянию растений, осталось в общем без изменений. Повидимому, большая часть этих особей была достаточно конкурентноспособна, чтобы противостоять конкуренции окружающих растений. Можно, правда, предположить, что для некоторых из них условия произрастания настолько ухудшились в силу возрастания конкурентной способности соседних растений, что они утратили способность давать генеративные побеги. Во всяком случае, в наиболее пышно развитых травостоях на делянках с P, PK, NP и NPK, наряду с мощноразвитыми генеративными особями ветреницы, встречаются явно угнетенные, хотя и цветущие еще растения — кандидаты на переход в вегетативную фазу. Часть же вегетативных особей, которые под влиянием удобрений повысили свою конкурентную способность в большей степени, чем окружающие их растения, смогли, вероятно, перейти в генеративное состояние. В силу сокращения численности ветреницы, участие генеративных особей в составе популяции под влиянием удобрений возросло за счет вегетативных и «прематурных» растений.

Характер влияния удобрений на генеративные особи виден из данных табл. 4 о семенной продуктивности ветреницы.

Калийные удобрения не оказали влияния на семенную продуктивность ветреницы. Слабое положительное влияние оказали азотные удобрения. Значительно возросла семенная продуктивность при внесении фосфорнокислых удобрений. Наибольший эффект дало совместное внесение азотных и фосфорнокислых удобрений (увеличение семенной продуктивности более, чем вдвое). Увеличение семенной продуктивности шло за счет: 1) увеличения среднего числа цветков на особь; 2) увеличения числа цветков, давших плоды (плодоцветения[1]); 3) увеличения числа семян в плодах. Наибольшее влияние удобрения оказали на среднее число семян в плодах, в меньшей степени — на среднее число цветков и на процент плодоцветения.

Учет красного клевера проведен на трансектах в двукратной повторности (общая площадь учета 9.0—15.0 м²). Результаты сведены в табл. 5.

ТАБЛИЦА 5

Влияние удобрений на соотношение генеративных и вегетативных особей у красного клевера

Варианты опыта	Площадь учета в м²	Общее число особей	В том числе		В %		На 10 м²	
			генеративных	вегетативных	генеративных	вегетативных	общее число особей	генеративных
O	15.0	352	42	310	12.0	88.0	235	28
N	10.0	77	12	65	15.6	84.4	77	12
P	9.25	294	231	63	78.5	21.5	320	250
K	10.0	327	112	215	34.3	65.5	327	112
PK	10.0	180	131	49	72.8	27.2	180	131
NK	11.0	112	36	76	32.1	67.9	101	33
NP	10.0	403	224	179	55.6	44.4	403	224
NPK	9.0	131	79	52	60.0	40.0	145	88

На контрольных делянках клевер представлен многочисленными (свыше 20 на 1 м²) угнетенными особями, большей частью (88%) нахо-

[1] Термин Л. Г. Раменского.

дящимися в вегетативном состоянии (2—3 прикорневых листочка 5—12 см выс.).

Азотные удобрения не оказывают благоприятного влияния на красный клевер, в то же время они благоприятно влияют на злаки и некоторое разнотравье, конкурентная способность которых при этом сильно возрастает. При внесении азотных удобрений слаборазвитые угнетенные особи клевера, не будучи в состоянии противостоять конкуренции окружающих их растений, отмирают (или переходят в покоющееся состояние). Число особей резко сокращается. Сокращается и число генеративных особей. Сокращение численности красного клевера на делянках, удобренных сульфат-аммонием, возможно еще не закончилось. В настоящее время остались, повидимому, лишь особи, которые в силу своих биологических свойств или характера окружения смогли противостоять конкуренции произрастающих совместно с ними растений.

Иное имеет место на делянках, удобренных суперфосфатом. Фосфаты действуют стимулирующе на клевере, но не оказывают столь благоприятного влияния на злаки и разнотравье. Конкурентная способность даже явно угнетенных особей клевера возрастает при этом в значительно большей степени, нежели способность конкурировать произрастающих совместно с ним злаков и разнотравья.

В результате этого многочисленные угнетенные, находившиеся в вегетативном состоянии, особи клевера в массе (на 78%) переходят в генеративное состояние, в котором каждая особь имеет по 2—3 цветоносных стебля 40—50 см выс. и многочисленные хорошо развитые прикорневые листья. Вес кустов при этом в среднем возрастает в 30 раз.

Повидимому, фосфаты увеличили численность красного клевера (это отмечено и для эспарцета на северном и южном склоне). Возможно, что это произошло за счет перехода части особей из покоющегося состояния в активное. Кроме того, на основании положительных результатов с подсевом семян клевера на лугах, при одновременном внесении P или PK, следует думать, что на делянках, удобренных фосфатами, могло иметь место увеличение числа особей клевера за счет прорастания имевшихся в почве семян и приживания всходов.

На основании полученных данных все же ясно, что увеличение проективного и весового обилия красного клевера шло, главным образом, за счет возрастания мощности имевшихся на лугу, до внесения удобрений, угнетенных особей.

Повидимому, имеющее место на некоторых типах лугов периодическое массовое развитие клеверов также связано с созданием благоприятных условий для пышного развития имеющихся в луговых травостоях многочисленных, находящихся в угнетенном состоянии, особей клеверов. Судя по данным нашего опыта, красный клевер в естественных условиях находится в угнетенном состоянии, потому что он не в состоянии успешно конкурировать с произрастающими совместно с ним растениями за те скудные запасы усвояемых фосфатов, которые имеются в почве. Увеличение обеспеченности почвы усвояемыми фосфатами привело к резкому возрастанию конкурентной способности красного клевера, к значительному увеличению его обилия. Многочисленные опыты, проведенные в различных районах по изучению удобрения лугов, показали, что внесение фосфорнокислых или калифосфатных удобрений обычно приводит к массовому развитию бобовых. Следовательно, малое обилие их в естественных условиях связано с бедностью почв усвояемыми соединениями калия и фосфорной кислоты. Связано ли периодическое массовое развитие клеверов с периодическим обогащением почвы этими соединениями или оно обусловлено другими причинами, не ясно. Следует отметить, что обилие бобовых, в том числе клеверов, также сильно возра-

стает при прикрытии поверхности соломой или другими органическими материалами.

При совместном внесении фосфорнокислых и азотных удобрений создавались благоприятные условия как для бобовых (влияние фосфатов), так и для злаков и разнотравья (влияние азота). В результате этого судьба особей красного клевера зависела в основном от характера окружающих их растений. Некоторые особи, возможно, погибли, но большая часть их смогла перейти из вегетативного состояния в генеративное и увеличить свою мощность. Численность особей, повидимому, возросла (на достоверность этого заключения указывают данные об увеличении особей эспарцета на делянках с NP на северных и южных склонах). Так же, повидимому, произошло увеличение численности клевера под влиянием калийных удобрений (то же отмечено для эспарцета на северном и южном склонах). При внесении калийной соли одновременно шел переход вегетативных особей в генеративные, благодаря чему, несмотря на увеличение численности клевера, участие генеративных особей в составе популяции значительно (почти в 3 раза) возрастает. Мощность вегетативных особей при этом остается почти неизменной, а генеративных — несколько возрастает (среднее число цветоносных побегов остается неизменным, но возрастает число прикорневых листьев в среднем с 2.5 до 6.6 и вес с 0.46 до 0.56 г). Увеличение числа особей красного клевера без одновременного значительного увеличения их мощности могло произойти лишь потому, что напряженность конкурентных отношений в ценозе существенно не изменилась. Как только конкурентная способность произрастающих совместно с клевером растений возрастала, например при одновременном внесении с калийными удобрениями азотных, так число его особей сокращалось, а также резко снижалось число их в генеративном состоянии.

Прибавление к калийным удобрениям фосфатов также приводило к сокращению численности клевера. Что это не случайное явление, показывают согласованные данные учетов особей эспарцета на северном и южном склонах. Особенно показательны данные для северного склона (76 особей на 10 м² на контроле; 209 на K и 90 на PK). И калийные, и фосфорнокислые удобрения повышают конкурентную способность клевера в значительно большей степени, чем у злаков и разнотравья, поэтому это явление можно лишь объяснить конкуренцией между отдельными особями бобовых. Фосфаты в очень сильной степени увеличивают мощность бобовых, поэтому вновь появляющиеся всходы и «ожившие» особи, находившиеся в покоющемся состоянии, в случае окружения пышно развитыми особями того же или другого вида бобовых могут быть подавлены ими. То же может произойти с более слабыми особями, произрастающими вблизи более сильных. Уменьшение числа особей клевера для PK по сравнению с P (отмечено также для эспарцета на северном склоне) и для NPK по сравнению с NP (отмечено для эспарцета на северном и южном склонах), повидимому, также можно объяснить усилением конкуренции между особями клевера и других бобовых.

Таким образом, красный клевер по-разному реагирует на внесение различных удобрений, при этом может происходить как сокращение (N), так и увеличение (K, P) численности, а также значительные изменения в составе популяций (увеличение генеративных особей с 12 до 78%). Это показывает, что состав популяций видов в ценозах обусловлен не столько биологическими свойствами их, сколько условиями произрастания.

Влияние удобрений на эспарцет было изучено как на северном, так и на южном склоне (табл. 6 [1]).

[1] Данные по северному склону для сокращения объема статьи не приводятся.

ТАБЛИЦА 6

Влияние удобрений на соотношение генеративных и вегетативных особей и на семенную продуктивность у эспарцета Биберштейна (южный склон)

Варианты опыта	Число особей на 15 м²	В том числе		в %		Среднее число семян на 1 особь	Урожай семян на 100 м²
		генеративных	вегетативных	генеративных	вегетативных		
O	68	17	51	25.0	75.0	7.8	930
N	72	20	52	27.7	72.3	9.3	1200
P	75	62	13	82.7	17.3	63.8	26150
K	119	51	68	42.9	57.1	6.7	2270
PK	103	73	30	70.8	29.2	39.2	19200
NK	109	39	70	35.8	64.2	11.2	2910
NP	96	59	37	61.4	38.6	39.8	15920
NPK	80	57	23	70.0	30.0	29.6	11440

Отношение эспарцета к удобрениям во многом сходно с тем, что отмечено для клевера. Основное различие заключается в отсутствии отрицательного отношения к азотным удобрениям (численность особей эспарцета на делянках с N не снижается).

Представляют интерес данные о влиянии удобрений на семенную продуктивность эспарцета (табл. 6). На неудобренных делянках она невелика, причем на южном склоне она значительно выше, чем на северном (в среднем 7.8 семян на особь против 2.6).

Азотные и калийные удобрения и их сочетания не оказали существенного влияния на семенную продуктивность эспарцета. Наибольший эффект на южном склоне дали фосфорнокислые удобрения (увеличение сбора семян с особи в 8 раз), на северном PK (увеличение в 7 раз). Прибавление к фосфатам на южном склоне K, N и NK, а на северном N и NK снижало семенную продуктивность эспарцета. Увеличение семенной продуктивности эспарцета на южном склоне при внесении фосфорнокислых удобрений в основном шло за счет возрастания числа генеративных стеблей в кусте. По среднему количеству соцветий на стебель и по числу семян на соцветие эспарцет на вариантах PK, NP и NPK мало отличался от такового на делянках, удобренных лишь суперфосфатом.

Сбор семян с единицы площади на южном склоне под влиянием фосфорнокислых удобрений возрос в 29 раз. Это дает основание предполагать, что применением удобрений можно создать естественные семенники бобовых трав. Следует отметить, что семенная продуктивность эспарцета, а также и других растений в 1943 г. была очень низкая. Так, в 1940 г. на южном склоне эспарцет на контроле с площади 100 м² дал 20 600 семян против 930 в 1943 г., т. е. в 22 раза больше. На северном склоне в 1940 г. на 100 м² было получено 8400 семян эспарцета, а в 1943 г. — 570 (т. е. в 15 раз меньше).

Учет борщевика был проведен на всех делянках на площадках в 10 × 3 м = 30 м². Учетная площадь для контроля равна 330 м² (11 площадок на 30 м²), а для остальных вариантов 90 м² (30 × 3). Результаты учета представлены в табл. 7.

Выводы: 1) Под влиянием удобрений, содержащих фосфаты (P, PK, NP, NPK), увеличивается общее число особей борщевика. Это увеличение идет за счет перехода всходов в «вегетативные», а возможно также за счет возобновления способности давать надземные побеги у угнетенных экземпляров, находившихся в покоющемся состоянии.

ТАБЛИЦА 7

Влияние удобрений на соотношение генеративных и вегетативных особей у борщевика (*Heracleum pubescens*)

Варианты опыта	Общее число особей на 90 м²	В том числе генеративных		В том числе вегетативных	
		всего	в %	всего	в %
O	80	5	5.7	75	94.3
N	70	7	10.0	63	90.0
P	105	16	15.2	89	84.8
K	67	4	6.0	63	94.0
PK	100	12	12.0	88	88.0
NK	104	8	7.8	96	92.2
NP	98	31	31.6	67	68.4
NPK	97	18	18.7	79	81.3

2) Под влиянием удобрений, содержащих фосфаты, значительно возрастает число генеративных особей (как абсолютно, так и относительно), часть особей, находившихся в вегетативной фазе переходит, следовательно, в генеративную фазу. 3) Калийные и азотные удобрения не оказывают существенного влияния на численность и фазное состояние борщевика. При совместном внесении N и K происходит увеличение числа особей.

Внесение удобрений (P, PK, NP, NPK) повышает мощность вегетативных и генеративных побегов борщевика и его семенную продуктивность. Количество семян на 1 особь на вариантах P и NP увеличилось примерно в 1.5 раза (контроль — 532; P — 738; NP — 822).

Учет первоцвета проведен на трансектах площадью в 10 м² (20 × 0.5 м), табл. 8.

ТАБЛИЦА 8

Влияние удобрений на первоцвет Рупрехта (*Primula Ruprechtii*)

Варианты опыта	Число особей на 10 м²				% особей в генеративной фазе	% генеративных особей, давших плоды
	всего	в генеративном состоянии	в вегетативном состоянии	давших плоды		
O	203	54	149	19	26.6	52
N	227	48	179	28	21.6	40
P	209	38	171	14	18.1	37
K	262	60	202	34	22.9	57
PK	241	19	222	5	8.0	26
NK	294	40	254	17	13.6	42
NP	267	25	242	11	9.3	44
NPK	200	22	178	5	11.0	23

Первоцвет — низкорослое растение, положительно реагирующее на N и его сочетания с другими удобрениями. Эти удобрения, однако, обусловили пышное развитие ряда более высокорослых трав, образовавших довольно сомкнутый полог. Это не сказалось на изменении численности первоцвета и на его вегетативном развитии, но обусловило

снижение числа генеративных особей и процент плодоцветения. Окружение более высокорослыми растениями выразилось, повидимому, в создании неблагоприятного для первоцвета светового режима. Кроме того, в густых высоких травостоях значительно возрастает влажность приземного слоя воздуха, что благоприятствует развитию грибных и бактериальных паразитов и, повидимому, снижает способность первоцвета противостоять их нападению. В июле 1943 г. в густых травостоях на делянках с NP и NPK наблюдалось массовое отмирание хорошо развитых зеленых листовых пластинок первоцвета у их основания в результате поражения их каким-то грибным или бактериальным паразитом. Это наблюдение показывает, как сложно и многосторонне изменение взаимоотношений между растениями в результате внесения удобрений.

Заключение

1. Отдельные виды растений по-разному реагировали на удобрения (сокращение или увеличение общего числа особей и особей в генеративном состоянии, изменения в их мощности). Это доказывает, что изученные ценозы образованы растениями, различными по своей экологии.

2. Реакция растений, произрастающих в ценозах, на удобрения, обусловлена не только их экологическими и биологическими свойствами и характером физической среды, но и взаимоотношениями с растениями, обитающими совместно с ними. Популяции луговых растений образованы особями, сильно различающимися по своему жизненному состоянию и по характеру окружения. В результате этого, отдельные особи одного и того же вида, в том же самом ценозе, могут по-разному реагировать на внесение удобрений. Отмечены случаи, что в то время как одни из них отмирали в результате угнетения растениями, конкурентная способность которых под влиянием удобрений сильно возросла, другие увеличивали мощность своих вегетативных и генеративных органов (ветреница).

3. По отношению отдельных групп популяции к удобрениям в зависимости от характера окружения можно различить следующие основные сочетания:

а) Удобрение влияет на данный вид более благоприятно, нежели на другие. В этом случае даже угнетенные особи этого вида в состоянии увеличить свою мощность.

б) Удобрение одинаково влияет как на данный вид, так и на другие. Более слабые особи, конкурентная способность которых возрастает в меньшей степени, нежели у окружающих их растений, угнетаются и даже отмирают.

в) Удобрение влияет на данный вид менее благоприятно, нежели на другие. Даже нормально развитые особи этого вида могут угнетаться и отмирать.

4. Изменение численности особей, а также их мощности, в частности факты превращения особей многих видов под влиянием удобрения из угнетенного состояния в особи нормально и даже пышноразвитые, указывают на то, что на изученных лугах (достаточно обеспеченных влагой) конкуренция идет главным образом за счет питательных веществ.

5. В результате различной реакции отдельных видов растений на удобрения, в растительности лугов под влиянием внесения удобрений происходят большие изменения. Изменяется как численность особей (в сторону уменьшения и увеличения), так и состав их популяций. У ряда видов, представленных на неудобренных делянках в основном вегетативными с признаками угнетения особями, под влиянием удобрений происходит переход большей части их из вегетативного в генератив-

ное состояние. Значительно возрастает при этом число побегов и их мощность. Увеличение проективного и весового обилия для многих видов объясняется в основном не увеличением числа особей, а возрастанием их мощности.

6. Некоторые виды, имевшие в прошлом лишь небольшое значение в жизни ценоза, становятся преобладающими — эдификаторами, существенно влияя на изменение условий обитания других видов (создавая для одних более, для других менее благоприятную среду). Под влиянием удобрений в короткий срок (2—4 года) в растительности происходят настолько большие изменения, что представляется возможным говорить о создании ряда новых ценозов, различающихся друг от друга по численности и проективному обилию слагающих их видов, по их жизненному состоянию, семенной продуктивности, составу их популяций, а также по структуре и урожайности. Флористический состав за этот срок не успел измениться. Правильнее однако говорить не о создании новых ценозов, а о существенных изменениях состояния одного и того же ценоза.

ЛИТЕРАТУРА

Шенников А. П. (1941). Луговедение. Л. — Klapp E. (1931). Ueber den allgemeinen Düngungserfolg auf Wiesenland. Ernährung d. Pflanze, *XXVII*, H. 15. — Lowes and Gilbert. The effect of different manures on the mixed herbage of grassland. J. roy. agr. soc. England, *XXIV*, p. I (цит. по Stebler и Schroeter). — Stebler F. G. и Schroeter. (1887). Beiträge zur Kenntnis der Matten und Weiden der Schweiz. II Unters. über den Einfluss der Düngung auf die Zusammensetzung der Grasnarbe. Landw. Jahrb. d. Schweiz, Bd. I.

Институт кормов
Москва

А. А. Ниценко

К ВОПРОСУ О ГРАНИЦАХ РАСТИТЕЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЙ В ПРИРОДЕ

С 5 рисунками

(Получено 9 II 1947)

Как известно, вопрос о характере границ растительных ассоциаций в природе относится к спорным проблемам геоботаники. По этому поводу неоднократно высказывались различные мнения; однако, как кажется, сторонники тех или других взглядов ни в чем друг друга не убедили.

Существуют две основные точки зрения. Одни исследователи считают, что растительный покров есть явление непрерывное, и переход между фитоценозами, относящимися к различным ассоциациям, осуществляется, как правило, постепенно [Сукачев, 1930; Раменский в более ранних работах; Килин (Kylin, 1926), Вангерин (Wangerin, 1928)].

Другие полагают, что границы между ассоциациями всегда резче, чем границы местообитаний [Дю-Риэ (Du-Rietz, 1921, 1928); Куяла (Kujala, 1929); Каяндер (Cajander, 1910); отчасти Раменский, в более поздних работах]. Особенно ярым защитником второй точки зрения был Дю-Риэ, обвинявший своих противников в механическом представлении о растительности, как о зеркале местообитания, и в пренебрежении факторами конкуренции. Значение конкуренции в этом вопросе подчеркивают также Каяндер, Куяла, Нильсон. Раменский тоже допускает впоследствии наличие резких качественных изменений, связанных с воздействием эдификаторов на среду.

С другой стороны, защитники первой точки зрения предъявляют своим противникам обвинение в отрыве растительности от местообитания. Это противоречие нашло свое самое яркое отражение в известной полемике Килина и Дю-Риэ.

Шарфеттер (Scharfetter, 1932) различает переходные формации, в которых смешаны элементы соседних фитоценозов, и контактные формации, залегающие узкой каймой по границе двух соседних ассоциаций, но качественно отличные от обеих.

При наличии таких разногласий представляется тем более странным, что споры в основном строились на теоретических предпосылках, и никто из спорящих не подкрепил свои доводы подробным развернутым исследованием фактов в том виде, как они действительно наблюдаются в природе. Да и вообще мы имеем очень мало опубликованных материалов этого порядка. А между тем вопрос о границах растительных ассоциаций имеет немалое значение. Он прежде всего связан с проблемой взаимоотношений между растительным покровом и местообита-

нием, о теоретической и практической важности которой говорить не приходится.

Поэтому думается, что опубликование предлагаемого материала будет не лишним. Ниже излагаются результаты некоторых конкретных наблюдений над границами болотных и суходольных фитоценозов. Обе эти группы всегда резко отличны друг от друга, и следовало ожидать, что именно здесь особенно ярко выявятся возможные закономерности.

Обычно считается, что пространственная последовательность смены ассоциаций в направлении к болоту от суходола является в то же время и повторением генетического ряда. Это в известной мере справедливо, когда мы имеем дело с болотом, находящимся в процессе наступления на суходол, но считать это правило за безусловный закон, конечно, нельзя. Поэтому не следует рассматривать изложенные ниже данные о пространственных взаимоотношениях фитоценозов, как материал для изучения сукцессий. К этому я еще вернусь далее.

В большинстве описаний русских и иностранных авторов, относящихся к окраинам верховых болот, указывается наличие узкой каймы переходных или низинных ассоциаций на субстрате повышенной влажности («lagg» шведских авторов). Г. И. Танфильев (1888) описывает заросли осок и разнотравия с плавающим *Drepanocladus fluitans*, Н. Я. Кац (1923) — заросли *Carex vesicaria*, Р. П. Спарро (1925) — осоки и тростника, А. Р. Какс (1914) — вахты и сабельника с *Drepanocladus vernicosus*. Шарфеттер приводит «lagg» в качестве типичного примера контактной формации. Вместе с тем известны случаи, когда на контакте между сфагновыми ассоциациями и минеральным берегом развивалось кольцо ассоциаций с *Polytrichum*. Такие случаи описаны В. Н. Сукачевым (1906), С. С. Архиповым (1932), М. А. Каплан (1939) и, повидимому, часто связаны с пожарами. Н. Властова (1933) определенно указывает, что даже в условиях самого бедного питания на окраине верхового болота развиваются ассоциации с *Carex lasiocarpa* и мезотрофными сфагнами.

На низинных и переходных болотах, сколько можно судить по имеющимся в литературе данным (Сукачев, Какс и др.), не наблюдается «контактной формации», аналогичной «lagg».

Мною были исследованы окраины типичного верхового болота на массиве «Галицкий мох» близ г. Калинина. При этом для исследования были выбраны участки с берегами, сложенными очень бедными перемытыми песками древне-дюнного происхождения; само болото не отличалось заметной выпуклостью, и сток в направлении от центра его к окраине был очень слабо выражен. В результате — процессы наступления болота на суходол не были выяснены, и обводненная кайма типа «lagg» отсутствовала.

В зоне контакта болота и суходола совершенно ясно выявилось закономерное наличие нескольких кольцевых подзон. Ширина каждой из них колеблется в пределах одного-двух метров, но они обладают ясными отличительными чертами и повторяются всюду в определенном порядке.

Само болото — типичный облесенный безмочажинный верховик с сосной высотой 5—6 м, травяно-кустарничковым покровом из багульника, пушицы, кассандры с примесью голубики, клюквы, а также брусники на кочках и подбела в межкочьях, с моховым покровом из *Sphagnum magellanicum* и *Sph. angustifolium* с примесью *Polytrichum strictum* на кочках.

Первая кольцевая подзона характеризуется ослаблением роли кустарничков и возрастанием роли пушицы, увеличением роста сосны,

возрастанием в моховом покрове количества *Sphagnum angustifolium* за счет *Sphagnum magellanicum*. В виде отдельных рассеянных экземпляров на повышениях микрорельефа появляются новые компоненты, отсутствовавшие на болоте — черника, вереск и *Carex globularis* L.

Вторую подзону можно назвать голубичной, так как для нее характерно преобладание голубики, обилие которой увеличивается резким скачком. Сизоватая лента зарослей голубики вдоль края болота ясно выделяет эту подзону в физиономическом отношении. Древостой здесь еще выше, причем к сосне примешивается береза. В травяно-кустарничковом ярусе, кроме голубики, довольно обильны брусника и черника, занимающие только верхи и склоны кочек. Такие элементы типичного верхового болота, как багульник, пушица и кассандра, встречаются единично. Попрежнему присутствуют рассеянные экземпляры осоки и вереска, к которым добавляется еще марьянник (*Melampyrum pratense*). В моховом покрове еще преобладает *Sphagnum angustifolium* и заметен *Sphagnum magellanicum*, но вообще роль сфагновых мхов заметно убывает, а появляются в изобилии пятна *Polytrichum strictum*, *Polytrichum commune*, в меньшей степени *Aulacomnium palustre* и единично *Dicranum undulatum*.

Третью кольцевую подзону можно охарактеризовать, как политриховую, и она связана обыкновенно с известным уступом рельефа; обычно при переходе окраины болота в суходол сначала идет очень незаметное повышение, а затем сравнительно крутой уклон. С этим изломом профиля и совпадает граница между второй и третьей подзоной. Граница по растительным ассоциациям здесь тоже наиболее резка; очевидно, именно здесь и происходит скачок, определяющий переход суходола в болото. Древостой здесь состоит из смеси сосны и березы; встречается подрост осины, рябины, крушины. Рост деревьев почти нормальный. В пестром травяно-кустарничковом ярусе трудно выделить преобладающие виды, но обильнее других черника; часто встречаются брусника и вереск. Количество голубики резко уменьшается. Единично встречается еще багульник, но и голубика, и багульник переходят в понижения микрорельефа, тогда как на повышениях появляются такие не свойственные болоту элементы, как овечья овсяница (*Festuca ovina*) и кипрей (*Chamenaerium angustifolium*). Попрежнему обильны осока и марьянник. В моховом покрове господство сразу переходит к *Polytrichum strictum* и *Polytrichum commune*. Незначительные пятна сфагнов еще сохраняются в тени кустарников. Увеличивается количество пятен *Dicranum undulatum*, тогда как *Aulacomnium palustre* почти исчезает.

Дальше следует собственно песчаный суходол, занятый верещатником и брусничником, среди которого разбросаны кипрей, овечья овсяница, вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), толокнянка (*Arctostaphylos uva ursi*). В моховом покрове господствует *Pleurozium Schreberi* с пятнами *Polytrichum strictum*, *Dicranum undulatum* и виды *Cladonia*.

На рис. 1 и 2 изображено распределение экземпляров трав и кустарничков на двух небольших транссектах. Транссект на рис. 1 проведен через средние и внешние подзоны. Здесь ясно виден пояс голубики, переходящий в пояс черники за краем сплошного сфагнового покрова, и далее сменяющийся зарослями вереска. Рис. 2 изображает внешние зоны; здесь также хорошо улавливается пояс черники и марьянника, переходящий далее в брусничник.

Во всех подзонах, взятых вместе, ясно выделяются три группы видов: 1) элементы верхового болота, обилие которых непрерывно падает в направлении к суходолу, — это багульник, кассандра, пушица,

клюква, подбел; 2) элементы, обилие которых к суходолу повышается; из видов, встречающихся и на болоте, сюда относятся вереск и брусника, а остальные — типичные виды песков; 3) элементы, специфичные для контактной зоны болота и суходола, которые встречаются только на окраине, или же достигают здесь наибольшего развития: голубика, черника, марьянник, осока шаровидная.

В распределении растительности по микрорельефу наблюдается следующая закономерность. Виды верхового болота по мере приближения к суходолу, изреживаясь, переходят в понижения; наоборот, виды суходольного типа прежде всего появляются рассеянными экземплярами на повышениях, а по мере перехода во внешние зоны спускаются на склоны и в понижения, вытесняя первую группу видов и оттуда. Наблюдается также известная связь видов травяно-кустарничкового яруса с моховым покровом. Так, например, брусника и марьянник почти никогда не встречаются на сфагновом ковре, а преимущественно среди *Polytrichum*. Впрочем, изреживание многих видов идет неравномерно вследствие того, что они выкидывают длинные корневища и плети, заходящие в соседние подзоны и там дающие отпрыски. Иллюстрацией может служить рис. 3, изображающий в плане корневую систему кипрея. При подобной корневой системе неудивительно, что отдельные цветущие стебли, связанные корнями с экземплярами, растущими на суходоле, заходят единично даже во вторую подзону. Наоборот, голубика, имеющая наиболее развитую корневую систему из кустарничков, заходит далеко на суходол из болота, являясь авангардным видом болотного элемента. Единичные экземпляры ее попадаются даже на суходоле среди *Pleurozium*.

Условные обозначения к рис. 1–5

Sphagnum angustifolium.
Aulacomnium palustre.
Dicranum undulatum.
Pleurozium Schreberi.
Polytrichum strictum.
Граница сфагнового покрова.
Vaccinium uliginosum.
Ledum palustre.
Vaccinium myrtillus.
Melampyrum pratense.
Vaccinium Vitis idaea.
Calluna vulgaris.

Рис. 1.

Рис. 2.

Л. Г. Раменский обозначает термином «окраинное уклонение» те случаи, когда фитоценоз в своей пограничной зоне несет черты, связанные с влиянием соседнего ценоза. Однако здесь приходится различать два случая: иногда наличие чуждых ценозу компонентов связано с попаданием семян и других зачатков из прилегающих частей соседнего (косвенное окраинное уклонение), а иногда растения, коренящиеся в пределах одного ценоза, посылают корневища и плети в другой (прямое окраинное уклонение). На стыке болота и суходола, где кольцевые микрозоны предельно узки, приходится особенно считаться со вторым случаем. Вообще же, конечно, прямое окраинное уклонение выражено только на ограниченном пространстве близ самого края ценоза.

Рис. 3.

Таким образом, мы видим, что две резко различных ассоциации (в данном случае бор-брусничник и сфагново-кустарничковое болото с сосной) не соприкасаются непосредственно, а между ними лежит полоса других ассоциаций, носящих отчасти промежуточный, а отчасти качественно своеобразный характер, причем этот характер во многом обусловлен взаимным влиянием «окраинного уклонения». Однако, распределение видов при этом носит не диффузный, а мозаично-островной характер, так как виды мохового и травяно-кустарничкового покрова болота образуют фрагменты в понижениях микрорельефа, а виды суходола — на повышениях. Поэтому кольцевые микрозоны большею частью представляют не правильные параллельные ленты, а узорчато разорванные цепи островков различных фрагментов растительного покрова. Иногда в связи с характером микрорельефа наблюдается даже своеобразная инверсия подзон, т. е. развитие фрагментов внешней подзоны в пределах внутренней — и наоборот. На рис. 4 и 5 изображены два конкретных случая распределения синузий мохового покрова, хорошо показывающих разорванно-островной характер растительного покрова контактной зоны.

При этом нужно заметить, что граница между болотом и суходолом в пределах обследованного участка в настоящее время практически является стабильной. Судя по характеру мертвого покрова и составу органических остатков в торфяном слое на окраине болота, происходят

погодные колебания в распределении фрагментов фитоценозов. В условиях бо́льшей влажности фрагменты моховых и травяно-кустарничковых синузий болота, занимая понижения рельефа, продвигаются в сторону суходола, причем авангардным видом здесь является *Sphagnum angustifolium.* Как показали наблюдения, для этого вида достаточно очень небольшого слоя органического вещества над песком. Если

Рис. 4.

остатки *Polytrichum* не успевают разлагаться, пятна *Sphagnum angustifolium* появляются очень быстро. Однако в сухие годы эти пятна отмирают, и наблюдается обратный процесс внедрения фрагментов суходольных синузий на повышения микрорельефа в глубь болота. Окраина болота, очевидно, может находиться очень долго в таком состоянии «переменной мозаики» островных фрагментов, так как гидрологические усло-

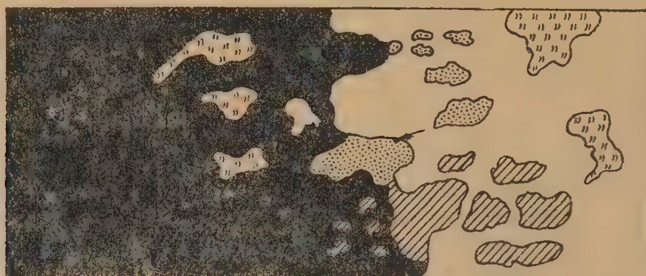


Рис. 5.

вия в настоящее время не могут способствовать заболачиванию прилегающего суходола.

Необходимо еще добавить, что жизненность одного и того же вида в различных подзонах значительно изменяется, причем наилучшая жизненность далеко не всегда совпадает с максимальным обилием. Это особенно относится к видам широкого экологического диапазона, встречающимся во всех зонах. Часто в оптимальных для себя условиях вид не может достигнуть большого обилия из-за конкуренции соседей. Так, брусника отличается наилучшей жизненностью не на суходоле, где она господствует, а в промежуточных подзонах, где она, однако, не может конкурировать с голубикой. То же справедливо относительно вереска.

Не останавливаясь за недостатком места на многих других границах болотных и суходольных ассоциаций, я приведу для сравнения опи-

сание контактной зоны низинного лесного болота с ельником-кисличником. Описание произведено в той же местности.

Болото представляет собой типичный осоковый кочкарник с *Carex paradoxa* и *Carex caespitosa*; среди кочек встречаются заросли корневищных осок, преимущественно *Carex vesicaria* и *Carex inflata*. Древостой состоит из березы и ивы. Моховой покров развит очень слабо и представлен, главным образом, лесными мхами, сосредоточенными на приствоповых повышениях. Там же в изобилии встречаются и представители травяного покрова ельника. Благодаря этой комплексности, связанной с повышениями у стволов, между растительностью болота и суходола нет такой резкой разницы, как в случае верхового болота, и закономерности в характере контактной зоны выражены несколько слабее. Однако и здесь можно выделить с достаточной ясностью две кольцевых подзоны.

Внутренняя подзона характеризуется гораздо бо́льшим развитием фрагментов лесных синузий, которые занимают уже и небольшие повышения микрорельефа, и склоны. Совершенно исчезает большинство видов встречающегося на болоте гидрофитного крупнотравия — *Alisma plantago, Equisetum heleocharis, Menyanthes trifoliata, Comarum palustre;* остаются только *Cicuta virosa*, *Ranunculus lingua* и *Filipendula ulmaria*. Кочкарные осоки резко убывают в количестве (особенно *Carex caespitosa*), но зато развиваются многочисленные заросли *C. vesicaria*. Вместе с тем значительного обилия и пышного развития достигают некоторые виды, на болоте встречавшиеся лишь единичными экземплярами на повышениях. Это прежде всего вербейник (*Lysimachia vulgaris*), а также паслен (*Solanum dulcamara*) и некоторые другие. В понижениях же появляется в изобилии щучка (*Deschampsia caespitosa*).

Внешняя подзона, ближайшая к суходолу, отличается еще большим обилием вербейника, который составляет едва ли не самый характерный физиономический элемент. Осоки и болотное разнотравие исчезают, за исключением *Filipendula ulmaria*. Мезофильный, лесной элемент представлен еще богаче и занимает все ровные и повышенные места, оставляя для таволги, вербейника и щучки лишь понижения. Однако эти местообитания отличаются от собственно лесных синузий суходола обилием вейника лесного (*Calamagrostis silvatica*), который в лесу встречается лишь в виде рассеянных экземпляров.

Таким образом, и здесь мы видим, что контактная зона носит мозаично-островной характер. Травяные и моховые синузии елового леса не смешиваются диффузно с болотными (за исключением случаев, обусловленных окраинным уклонением) и сохраняют, как правило, свою физиономию в общих чертах. Но по мере приближения к болоту они, так сказать, «продырявливаются» и уступают место в понижениях микрорельефа зарослям болотных трав и некоторым специфичным видам окраинной зоны мезогидрофильного характера. В дальнейшем лесные фрагменты окончательно переходят на повышения, и гидрофитный покров болота образует фон.

Выводы, которые можно сделать на основании изложенного материала, сводятся к следующему.

Границы растительных ассоциаций, бесспорно, намечены в природе резче, нежели границы местообитаний, и это, разумеется, связано с явлениями конкуренции. Однако наличие взаимного влияния окраинного уклонения в значительной степени сглаживает эту разницу и усредняет флористический состав контактных зон. Кроме того, особые очень разнообразные условия конкуренции на стыке двух различных фитоценозов позволяют развиваться и достигать большого обилия некоторым видам, не играющим значительной роли ни в одной из граничащих ассоциаций.

Это дает основание признавать существование особых «контактных формаций» (впрочем, термина «формация» в этом случае, конечно, лучше не употреблять).

В результате постепенного ослабления влияния окраинного уклонения в направлении от одного фитоценоза к другому, а также в результате развития в контактной зоне специфических растительных группировок — в ряде случаев контактная зона ясно разделяется на несколько подзон (микрозон).

В сложных условиях конкуренции контактной зоны большое значение приобретают малейшие преимущества, связанные с благоприятной средой. Поэтому характер микрорельефа играет существенную роль в распределении фрагментов различных синузий. Как явствует не только из приведенного материала, но и из других наблюдений, уже небольших колебаний микрорельефа достаточно, чтобы дать преимущество группе видов того или иного экологического характера.

В связи с этим сравнительно редко наблюдаются сплошные границы между растительными ассоциациями. Большей частью они изрезаны и при крупномасштабном картировании напоминают карту морского берега с архипелагом близлежащих островов. Эти острова и островки могут носить характер то ясно выраженных миниатюрных участков определенной ассоциации, несущих лишь слабые черты окраинного уклонения, то более или менее характерных фрагментов (и это, повидимому, наиболее обычный случай), то лишь участков с примесью флористического элемента данной ассоциации. Их характерность и пространственная выраженность может зависеть как от эдафических условий, так и от особенностей взаимодействия произрастающих особей, а также от локального положения (степень удаленности от основной границы) и случайностей расселения.

Если контактная зона смещается в результате наступания одного ценоза на другой в процессе эволюции растительного покрова, то микрозоны и островки будут отражать также последовательность смены во времени. И в этом случае надвигание будет осуществляться преимущественно путем развития островных фрагментов за внешней границей фитоценоза, играющих авангардную роль и связанных в той или иной степени с мозаикой условий местообитания.

Я полагаю, что нельзя безоговорочно приписывать границам растительных ассоциаций ни резкий, ни диффузный характер. Чаще всего наблюдается именно третий случай — мозаично-островной характер, причем границы отдельных участков и фрагментов в общем достаточно ясны, однако черты отличия соседних фитоценозов несколько сглажены. В зависимости от степени этой сглаженности граница может приближаться то к диффузному типу, то к резкому (однако и в этом втором случае сохраняя мелкоостровной характер очертаний). Чисто диффузный тип в собственном смысле слова, вероятно, редко встречается в природе. Даже если компоненты одного ценоза рассеяны в пределах другого равномерно и вне зависимости от условий местообитания, они обыкновенно растут не отдельными экземплярами, а группами, представляя таким образом в какой-то степени, хотя бы и очень слабой, зачатки островных фрагментов. Нельзя говорить и о существовании безусловно резких границ, так как окраинное уклонение всегда имеет место, хотя бы и в очень небольшой мере.

Разумеется, характер границ ассоциаций в природе разнообразен, и вряд ли возможно найти здесь такие правила, из которых не было бы многочисленных исключений. Но все же думается, что мелко-островные границы являются преобладающими. Если до сих пор они не были констатированы в подавляющем большинстве случаев, то лишь оттого, что

для установления характера контактной зоны необходимо очень детальное «микрогеоботаническое» изучение и картирование в предельно крупном масштабе.

ЛИТЕРАТУРА

Архипов С. С. (1932). Заболачивание и типы лесов Котласского леспромхоза. — Властова Н. (1933). Растительный покров переходного болота Орехово-Зуевского р-на и некоторые технические свойства залежи. Тр. Всес. Инст. торфа, № 3.— Какс А. Р. (1914). Болото окрестностей оз. Дулово. Мат. по изуч. восточн. болотн. района Псковск. губ., III. — Каплан М. А. (1939). К вопросу выяснения причин заболачивания минеральных почв и смены растительных ассоциаций. Тр. Инст. болотн. хоз., т. III, вып. 1. — Кац Н. Я. (1923). Материалы по экологии мхов и важнейших цветковых растений болот Иваново-Вознесенской губернии. Изв. Научно-эксп. торф. инст., № 3—4. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Сукачев В. Н. (1906). Материалы к изучению болот и торфяников Озерной области. Тр. Преснов. биолог. ст. СПб. общ. естествоисп., т. II. — Сукачев В. Н. (1930). Руководство к исследованию типов лесов. — Танфильев Г. И. (1888). О болотах Петербургской губернии. Тр. имп. Вольно-эконом. общ. № 5. — Cajander A. K. (1910). Ueber Waldtypen. — Du-Rietz. (1921). Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. — Du-Rietz E. (1928). Kritik an Pflanzensoziologischen Kritikern. Bot. Not. № 1. — Kujala V. (1929). Die Bestände und die ökologischen Horizontalschichten der Vegetation. Act. forest fennica, 34.— Kylin H. (1926). Uber Begriffsbildung und Statistik in der Pflanzensoziologie, Bot. Not., № 3. — Sharfetter R. (1932). Die kartographische Darstellung der Pflanzengesellschaft. Handbuch d. biolog. Arbeitsmeth. von Abderhalden, XI, 5. — Wangerin W. (1925). Beiträge zur pflanzensoziologischen Begriffsbildung und Terminologie. Beih. zum Fedde Repertorium XXXVI.

И. Н. Коновалов

МАТЕРИАЛЫ К ВЫЯСНЕНИЮ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ СУЩНОСТИ ЯВЛЕНИЙ ПРОЛИФИКАЦИИ

(I. О МЕХАНИЗМЕ ПРОЛИФИКАЦИИ И УСЛОВИЯХ ЕЕ ВОЗНИКНОВЕНИЯ) [1]

С 6 рисунками

(Получено 4 IX 1947)

Во второй половине прошлого столетия появилось много работ, связанных с описанием случаев пролификации цветов у тех или иных групп растений. Но научное изучение указанного явления начинается только с работ Мастерса (Masters, 1868), Бекетова (1882) и Пенцига (Penzig, 1890).

Согласно данным перечисленных авторов и последующих исследований [Мальцев (1905), Котт (1944), Рыжков (1946) и некоторых других] термин пролификация употребляется в довольно широком смысле, но большей частью означает осевое (аксиальное) израстание цветка или соцветия. В природных условиях, при случаях пролификации, под влиянием каких-то, пока неизученных, факторов, развитие побега не заканчивается, как обычно, образованием нормально развитого цветка. Развитие последнего на той или иной стадии задерживается; из него вновь возникает листоносный побег, завершающийся, в свою очередь, цветком или соцветием. Пролификация сопровождается морфологическими изменениями элементов цветка. Иногда явление пролификации имеет место и среди молодых побегов (Мастерс, 1868).

Случаи пролификации в той или иной форме обнаруживаются среди представителей всех семейств или, по крайней мере, среди представителей большинства цветковых. Особенное же обилие случаев пролификации или израстания описано среди представителей розоцветных, сложноцветных и зонтичных.

Занимаясь изучением истории развития плодов у некоторых типов растений, автор настоящей статьи также столкнулся с явлениями израстания. В этом сообщении излагаются результаты анализа этого явления, произведенного на растениях гравилата прибрежного (*Geum rivale* L.) и цикория дикого (*Cichorium intybus* L.).

Целью исследования являлось, с одной стороны, изучение сущности пролификации у отдельных типов растений, с другой — выявление причин, вызывающих явление израстания.

На фоне слабой изученности разбираемой проблемы в целом особенно отстают работы, связанные с выяснением вопроса о характере и механизме пролификации. Известно, как уже вскользь упоминалось выше, только то, что при явлениях пролификации имеет место дальней-

[1] Работа доложена на совещании по морфологии и анатомии растений при Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР 23—29 июня 1947 г.

щий рост какой-либо, преимущественно осевой, части цветка и формирование на этих, вновь возникших, цветоносах нового цветка или соцветия. Поэтому автор склонен думать, что приводимые здесь примеры будут иметь в этом отношении некоторый интерес. Что касается вопроса об условиях возникновения названного явления, то в этой части дело обстоит еще хуже и, очевидно, работа в указанном направлении должна быть только начата, в первую очередь, экспериментальной морфологией.

Как гравилат, так и цикорий известны как объекты пластичные и заметно реагирующие на изменение условий среды.

Аномальные случаи в строении цветков гравилата были обнаружены автором в августе 1944 г. на заливных лугах около р. Казанки, недалеко от города Казани, а также в 1946 г. в р-не Мельничных ручьев Ленинградской обл. Растения дикого цикория были обнаружены в том же 1944 г. на территории Казанской селекционной станции.

Аномальные растения дикого цикория росли на заброшенном участке Казанской селекционной станции и были представлены в массовом количестве на площади, равной, примерно, 20—30 м². На этой площади было около 60—70 растений и среди них не было ни одного экземпляра, который можно было бы определить как нормальное растение. Что касается гравилата, собранного в 1944 г. под Казанью, то автор обнаружил здесь лишь одно растение, несущее на себе всего только два цветка. Других, подобных названному экземпляру, растений не было. В районе же Мельничьих ручьев Ленинградской обл. было представлено много аномальных растений гравилата, правда, все они характеризовались меньшей степенью израстания, чем растение, обнаруженное мною в 1944 г. под Казанью.

В целях удобства изложения материала, результаты работы излагаются отдельно для каждого растения.

Примеры пролификации цветков гравилата

Нормально плоды рода *Geum*, как и плоды некоторых других представителей семейства *Rosaceae* (*Fragaria* и *Rubus*), расположены на выпуклом плодоложе. К моменту созревания плодов ось цветка, представленная в виде выпуклого плодоложа, вытягивается, и ее верхушка, окруженная плодиками, выносится вверх, примерно, до уровня верхушек чашелистиков. Однако степень вытягивания цветочной оси часто продолжается еще дальше, и тогда плоды выносятся вверх из цветка полностью. В подобных случаях нередко обнаруживается своеобразное явление пролификации. Такой случай мною был обнаружен, как указано выше, в 1946 г. в р-не Мельничных Ручьев Ленинградской обл. Результаты рассмотрения этого случая израстания приведены на рис. 1.

В этом случае ось цветка действительно сильно вытянулась, и ее верхушка, окруженная плодиками, полностью вынесена из цветка. Лепестки, не меняя общей своей морфологии, приобрели мясистую структуру и, как все нормальные листья, оказались окрашенными в зеленый цвет. Пыльники отпали, но тычиночная нить сохранилась, или вновь восстановила свое развитие. Во всем остальном признаки данного цветка не отличаются от структуры, свойственной нормальным цветкам. Плодики сохранили обычную для них структуру и остались нормально развитыми.

Учитывая усиленный рост оси цветка и морфологические изменения некоторых элементов последнего, автор склонен рассматривать разобранный случай как пример слабо выраженной пролификации. Этот пример, иллюстрируя возможность различной степени израстания, не дает все же

достаточно материала для понимания сущности пролификации. Здесь значительная часть элементов цветка (например, пестики) остаются качественно теми же, что и у нормальных растений, и такие случаи не в состоянии дать исчерпывающего материала для объяснения морфологической сущности цветков и плодов, а также вскрыть характер или природу самого израстания. В этом отношении значительно бо́льший интерес представляет пример, обнаруженный в 1944 г. на заливных лугах около г. Казани. Результаты анализа последнего приведены на рис. 2.

Рис. 1. Простой случай пролификации цветков *Geum rivale* L. Ось с сидящими на ней пестиками вытянулась и вышла из цветочной чаши. Внутри последней сохранились лишь утолщенные лепестки и тычиночные нити.

Для растения, приведенного на рис. 2, характерно присутствие принципиально новых явлений. Во-первых, здесь наблюдается образование двухярусного цветка и, во-вторых, резкое изменение морфологических особенностей элементов самого цветка.

Процесс израстания цветка осуществляется в данном случае за счет ветвления оси. Последняя несколько ниже ее верхушки, т. е. ниже места прикрепления пестиков, образует придаточную ветвь, заканчивающуюся, в свою очередь, новым цветком. Следует указать, что процесс ветвления цветочной оси в литературе не описан и, весьма возможно, разбираемый здесь пример является одним из немногих явлений, известных в морфологии, и поэтому он может быть не лишен и общего научного интереса.

Ветвление оси цветка, возможно, указывает на существование глубокой аналогии между цветочной осью и листоносным побегом. Поэтому, едва ли правильно определение цветка как «. . . неразветвленного побега. . .». В самом деле, как можно лишить ось цветка одной из ее особенностей — ветвления, если принять существующий до сих пор, правда, в значительно измененном виде, взгляд Гете, что цветок представляет собой метаморфозированный листоносный побег.

Тем более закономерна постановка такого вопроса, если учесть исследования Ветштейна (Wettstein, 1935), рассматривающего цветок как ветвящийся укороченный побег (соцветие) с женским цветком (пестиком) в центре и расходящимися от него в виде веток мужских цветков (тычинок). Об этом же говорят работы Кона (Cohn, 1914), обнаружившего у представителей *Chenopodiaceae* образование элементов околоцветника (лепестков) вокруг тычинок.

Причиной ветвления цветочной оси у гравилата, очевидно, послужило прекращение роста ее верхушки. Из литературных данных (Гоше, 1899; Кипен, 1906; Рытов, 1925; Кичунов, 1926; Эдельштейн, 1926; Кренке, 1927; Шит, 1937, и др.) известно, что при преждевременном прекращении роста главного побега начинается развитие боковых элементов растения. Известен также ряд агротехнических приемов, основанных на указанных взаимоотношениях в развитии главного побега и боковых его почек. Так, в плодоводстве и, особенно, в виноградарстве и овощеводстве, широко применяются прореживание плодов, пасынкование, зеленая прищипка и другие приемы. Все они основаны на коррелятивной зависимости в развитии отдельных звеньев растения и преследуют задачу усиления питания еще не тронувшихся в рост боковых почек или остающихся плодов, особенно на боковых побегах.

Рис. 2. Случай пролификации цветков *Geum rivale* L. Сопровождается образованием нового цветка в виде второго яруса. На оси цветка формируется придаточный побег, заканчивающийся образованием нового цветка. Пестики нижнего цвета атрофированы, а тычинки приобрели лепестковидную структуру. Элементы цветка верхнего яруса нормальны.

Без специального исследования невозможно объяснить механизм образования боковых почек на цветочной оси, но ветвление последней говорит само за себя. Вероятно, закономерности, проявляющиеся в развитии вегетативных побегов, применимы в той или иной форме и в отношении цветочной оси. Видимо, в данном случае, в основе ветвления цветочной оси лежит образование придаточных почек, которые, как известно, могут возникать в самых различных пунктах стебля. Для этого достаточно только наличие какого-либо внешнего толчка в виде ранений и других форм механического или иного воздействия на ткани.

С отмиранием верхушки роста оси цветка не развиваются и пестики.

Чашелистики и лепестки цветка нижнего яруса, в полном согласии с таковыми, описанными уже при разборе рис. 1, не меняя общей своей морфологии, приобрели мясистую структуру и довольно отчетливо выраженную зеленую окраску. Они отличались от нормальных листьев побега только тем, что не имели типичных черешков, характерных для листьев. Пыльники удлиннились, они, разрастаясь и, одновременно, срастаясь с тычиночными нитями, обеспечили формирование лепестковидных образований. Создается впечатление, что тычинки превратились в согнутые пластинки лепестков, а тычиночные нити образовали некоторое подобие «черешков» у вновь появившихся лепестков. Очевидно, здесь обнаруживается такой случай, который разработан в исследованиях Глюка (Glueck, 1919) и который с несомненностью устанавливает наличие гомологии между тычиночными нитями и срединной жилкой настоящих листьев. Лепестки же, по данным Козо-Полянского (1922, 1936) и некоторых других исследователей, очень неравноценны по своей природе, но, несмотря на это, и здесь возможно установить известную гомологию между ними и вегетативными листьями. По данным названных авторов, лепестки гомологичны то целому листу (желтая акация), то нижней части листа (фасоль), то листовому влагалищу (многие зонтичные), то паре сросшихся прилистников (так же некоторые зонтичные) и т. д. Не имея возможности подробно анализировать высказанное положение и не касаясь существа отдельных примеров, автор ограничивается здесь простой ссылкой на названные исследования. Наконец, прямым подтверждением листового происхождения перечисленных органов служат махровые цветы, часто представленные рядом переходных форм от тычинок к лепесткам, чашелистикам и настоящим вегетативным листьям.

Пестики цветка нижнего яруса не получили нормального развития и в конце-концов совсем погибли. На рис. 2 они представлены лишь в виде нескольких полуатрофированных образований. Аналогичное поведение элементов цветка, в случаях тератологических изменений, отмечены также в исследованиях Штейнберг (1936), Федорова (1945), и др.

В объяснении причин возникновения пролификаций существуют различные взгляды. Некоторые исследователи, преимущественно плодоводы, склонны объяснить их появление обилием или недостатком питательных веществ; другие — механическими воздействиями на растения; третьи — действием фитопатогенных вирусов и т. д. Разбирая случаи израстания у различных типов растений, автор настоящей статьи приходит к выводу, что явления пролификации могут быть вызваны различными причинами, в том числе и всеми тремя перечисленными факторами. В частности, причину израстания оси цветка *Geum rivale* L. автор склонен видеть в воздействии фитопатогенных начал или насекомых. Аналогичное объяснение причин появления пролификации у малины, под названием «ведьмины метлы», можно встретить в исследованиях Вертоградовой (1938) и Рыжкова (1946).

Дать какое-либо иное объяснение причинам израстания цветков у гравилата трудно, так как описываемое здесь растение росло при таких же условиях, как и масса других, вполне нормальных растений. Описываемое растение, как и больные растения малины в исследованиях Вертоградовой (1938), характеризовалось измельчением листьев с хлорозными, иногда почти белыми, пластинками. На листьях были представлены в небольшом количестве и желтые пятна.

Все это дает автору основание связывать возникновение явлений пролификации у растений *Geum rivale* L. с фитопатогенными началами. В дальнейших исследованиях эти вопросы будут освещены дополнительно.

Что касается элементов цветка верхнего яруса, то они характеризовались нормальным развитием и, по своей морфологии, не отличались от таковых у нормальных растений. Единственной отличительной особенностью этого цветка служил несколько уменьшенный его размер в сравнении с размером цветков других растений.

Пример пролификации цветков цикория

Следующим объектом, подвергнутым исследованию в настоящей работе, служил цикорий дикий (*Cichorium intybus* L.).

Рис. 3. Случай пролификации цветков *Cichorium intybus* L. (общий вид). Изросли все цветки. Вследствие этого, соцветие изменило свою морфологию и приобрело форму зонтика. Цветки, входящие в соцветие верхнего яруса, снова сидячие, т. е. образуют снова корзинку.

Нормально у растений цикория, как представителя семейства сложноцветных, мелкие цветки располагаются на широком диске, представляющем собою общее ложе укороченного соцветия (корзинки).

В результате осуществления явлений пролификации, у цикория резко меняется морфология соцветий и составляющих его цветков. Материалы, иллюстрирующие характер изменения цветка и соцветия цикория при названных явлениях, приведены на рис. 3 и 4.

Следует указать, что у цикория израстают все цветки, расположенные не только на главном, но и на боковых побегах.

Пролификация цветков соцветия цикория, как и у гравилата, ведет к образованию двухярусных цветков. Кроме того, вследствие израстания цветков, корзинка цикория теряет характерную для нее морфологию и становится как бы зонтиком. Процесс подобного превращения корзинки в зонтик наглядно показан на примере израстания цветков соцветия, представленного на рис. 3 (с правой стороны). У этого соцветия изросли все цветки, и оно, вместо корзинки, имеет форму зонтика. На двух других соцветиях процесс пролификации цветков только начинается и поэтому на них не заметно образование зонтика, вместо корзинки.

Рис. 4. Морфологические изменения элементов цветка *Cichorium intybus* L., происходящие в результате пролификации. Израстание происходит за счет продолжения развития точки роста. На тычинках образовались лепестковидные выросты.

Каждый пролифицированный цветок, в свою очередь, вновь завершается соцветием типа корзинки (рис. 4).

Таким образом, из сопоставления этих фактов видно, что в результате израстания цветков соцветия цикория имеет место чередование корзинки с зонтиком, причем верхушечные соцветия последнего или, что то же самое, зонтички второго порядка, представлены сидячими цветками, т. е. вновь образуют корзинку. Аналогичные случаи были обнаружены у одуванчика (Котт, 1941). Очевидно, что чередование соцветий типа корзинки с соцветием-зонтиком у сложноцветных не является случайностью и, весьма возможно, оно находится в связи с высказываниями ряда исследователей, в том числе и Козо-Полянского (1936), допускающими возможность некоторых филогенетических связей между сложноцветными и зонтичными.

Иллюстрацией изменения морфологии изросшего цветка цикория могут служить склонность тычинок к превращению в листоподобные образования, а также некоторые морфологические изменения пестика. При явлениях пролификации в цветках цикория, как и в случае с гравилатом, тычинки теряют свои основные функции, а пыльники их или превращаются в образования, напоминающие собой пластинки лепестков или же, сохраняя в той или иной форме свой прежний вид образуют по бокам несвойственные им нормально лепестковидные выросты. Так, на всех тычинках цветков, представленных на рис. 4, пыльники плотно срослись между собой, а ниже их, на местах перехода тычиночных нитей в пыльниковые связки, образовались по два новых выроста, по своей морфологии весьма схожие с лепестками. Вероятно, это обстоятельство, так же как и превращение тычинок гравилата в лепестки, еще раз свидетельствует о листовом происхождении тычинок. Однако весьма возможно также, что возникновение указанных новообразований находится в связи с упомянутыми выше данными Кона (1914), обнаружившего образование элементов околоцветника вокруг тычинок у представителей *Chenopodiaceae*, и с исследованиями Ветштейна (1935), рассматривающего цветок как ветвящееся соцветие.

В результате израстания цветков цикория пестики не получают нормального развития и, впоследствии, под давлением вытягивающейся от основания цветочной чаши точки роста, отодвигаются в сторону, сохра-

няясь лишь в недоразвитом виде. Данные, иллюстрирующие поведение пестика в изросших цветках цикория, представлены на рис. 5.

Здесь ось цветка вытягивается, и на ее верхушке, в виде второго яруса, возникают новые соцветия. От нижнего же цветка сохраняются лишь части околоцветника (венчик), тычинки и, как уже отмечалось выше, недоразвитый пестик. Таким образом, между процессом израстания цветков у гравилата и цикория наблюдается полная аналогия. И там и здесь указанное явление осуществляется за счет израстания оси, сопровождающегося недоразвитием элементов пестика. Отличительной особенностью между ними служит только прекращение процесса формирования пестика у гравилата на самых ранних стадиях, поэтому у названного вида, при явлениях пролификации, сохраняются лишь незначительные следы от пестиков, в то время как при израстании цветков цикория, пестики, особенно столбики и рыльца, успевают приобрести вполне законченную структуру.

В качестве цветоноса цветка верхнего яруса у цикория сохраняется все та же цветочная ось, а не боковые побеги, отходящие от последней. Этим существенно отличается процесс израстания цветков цикория от явлений, характерных для гравилата.

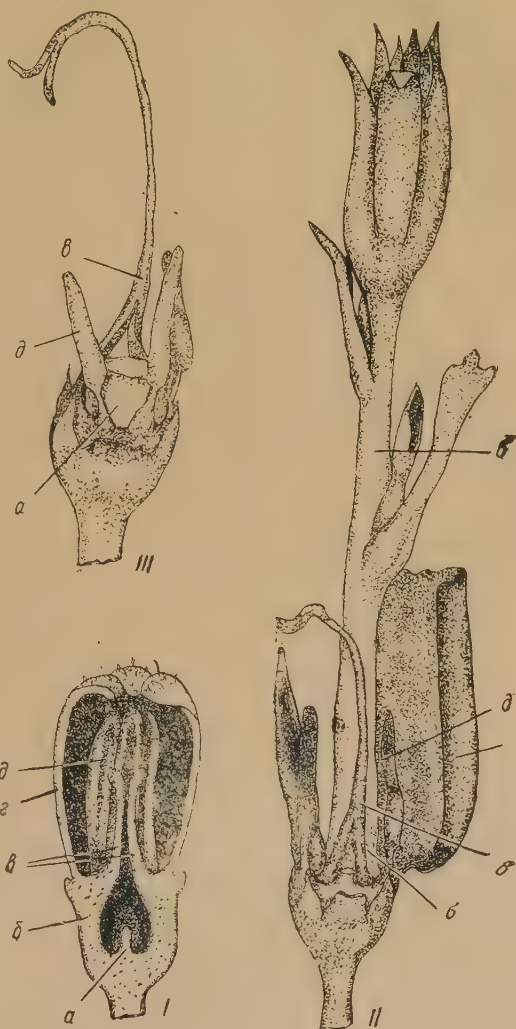


Рис. 5. Примеры нормального и изросшего цветка.

I. Нормальный цветок (по Пейе):
а — плацента; *б* — стенки завязи; *в* — столбик; *г* — около цветник и *д* — тычинки.

II. Изросший цветок:
б — цветочная ось, развивавшаяся вместо плаценты и несущая верхушечное и боковое соцветия; *в* — столбик, расширенный внизу; *г* — околоцветник и *д* — тычинки.

III. Тот же изросший цветок с обратной стороны:
а — основание цветочной оси, верхушка которой срезана; *в* — столбик и *д* — тычинки.

Элементы околоцветника удалены.

Позднее на цветочной оси изросшего экземпляра цикория также закладываются боковые почки. На цветочной оси израстающего растения, представленного на рис. 5, показаны две такие боковые почки и третья берет свое начало от основания пестика нижнего яруса. Очевидно, для процесса израстания цветков и молодых плодов, как правило, характерно ветвление указанных органов. Но в связи с тем, что названные вопросы частично уже разобраны при анализе явлений израстания у гравилата и будут подвергнуты специаль-

ному подробному обсуждению в следующих работах, автор ограничивает себя сказанным, и из-за ограниченности места не считает возможным говорить о них здесь дальше.

В связи с выяснением морфологической сущности израстания цветков цикория, значительно большего внимания заслуживают данные, иллюстрирующие характер образования завязи у цикория как представителя семейства сложноцветных. Выяснение последнего чрезвычайно важно также в связи с изучением вопроса о происхождении нижней завязи вообще.

Как известно из литературы, многие исследователи [Де Кандоль (De Candolle, 1813); у нас — Козо-Полянский, 1922, 1936, и др.] рассматривают завязь, как структуру, образованную в результате срастания частей околоцветника (апендикулярная теория происхождения нижней завязи).

С другой стороны, немало исследователей [Шлейден (Schleiden, 1837), Пейе (Payer, 1857), и др.], наоборот, отрицают апендикулярную теорию и происхождение завязи связывают с осью.

Согласно данным представителей второго направления, нижняя завязь представляет собой полую рецептакулу, образованную из оси и измененную в соответствии с задачами репродукции. Некоторые расхождения во взглядах между сторонниками этого течения имеются только в отношении участия плодолистиков в образовании нижней завязи. Одни из них плодолистиками считают только верхние части стенок завязи, являющиеся, по существу, покрышками последних, переходящими дальше в столбики пестиков. С их точки зрения названные выросты стенок завязи являются стерильными плодолистиками.

Другие представители этого направления плодолистиками считают лишь ткани, выстилающие внутренние стенки рецептакулы.

При сопоставлении изложенных данных с результатами настоящих исследований бросается в глаза, в первую очередь, независимое развитие семяпочек от стенок завязи, в том числе и от верхних ее участков, определяемых многими авторами как бесплодные плодолистики. У сложноцветных семяпочка развивается, как это показывают и данные предыдущих исследователей, на точке роста цветочной оси [схема *I*, рис. 5, цитируемая мною из упомянутой уже монографии Пайе (1862]. Это же подтверждается материалами моих работ, показывающими продолжение развития точки роста и вынесение вместе с нею далеко вверх из цветка меристемы, обеспечивающей при обычных условиях образование семяпочки. При своем следовании вверх точка роста цветочной оси разрывает столбик пестика и проходит через него. Это обстоятельство иллюстрируется *II* и особенно *III* схемой рис. 5.

После рассмотрения приведенного здесь материала, трудно согласиться с мнением, принимающим покрышки завязи за бесплодные плодолистики.

Видимо, права Артюшенко (1947), впервые высказывающая мысль, что у представителей таких высокоорганизованных семейств, как *Caprifoliaceae*, в процессе эволюции имеет место редуцирование или даже полное исчезновение плодолистиков.

У таких растений в качестве семяносца сохраняется лишь плацента, несущая семяпочки.

Вероятно такое же положение имеет место и среди многих представителей *Compositae*, к которым и принадлежит цикорий. Изложенный здесь материал служит основанием для такого суждения.

Поскольку у представителей семейства *Compositae* семяпочки располагаются базально, можно было бы предположить смещение плодоли-

стиков в процессе эволюции к центральной части цветочной чаши, т. е. к точке роста. Но это предположение не подтверждается фактами.

В самом деле, если бы в действительности наблюдалось такое явление, то оно отразилось бы и на распределении проводящих пучков. Однако мне не удалось этого обнаружить, как этого не обнаружила и Артюшенко, работавшая, как уже отмечалось, с представителями *Caprifoliaceae*. Что касается вопроса о присутствии плодолистиков в виде выстилающегося слоя на внутренних стенках завязи, то автор не занимался специально исследованием этого вопроса, но данные Артюшенко, полученные на основании анатомического изучения истории развития представителей *Caprifoliaceae*, опровергают названные предположения некоторых авторов.

Очевидно, в случае нижней завязи растениям нет необходимости иметь структуру, обязательную для представителей семейств с верхней завязью, при которой на долю плодолистиков выпадает и функция прикрытия и функция образования семяпочек.

У растений же, которым свойственна нижняя завязь — функция прикрытия семяпочек осуществляется бокаловидной чашей, а функция образования семяпочек или редуцированным плодолистиком с плацентой или только последней.

С другой стороны, при израстании цветков цикория своеобразными становятся и взаимоотношения между частями околоцветника, тычинками и рецептакулой. В изросших цветках, в отличие от таковых у нормальных растений цикория, тычинки остаются несросшимися между собой, и не срастаются с венчиком и осью. Это обстоятельство, очевидно, указывает на то, что срастание перечисленных элементов необязательно для нижней завязи и что чашевидная рецептакула в таких случаях может образоваться независимо от срастания с осью нижних частей (оснований) элементов околоцветника и тычинок.

Материал, иллюстрирующий свободное развитие тычинок и венчика в изросших цветках у цикория, без специального исследования истории развития цветка и плода, хотя и не разрешает проблему происхождения завязи у представителей *Compositae*, но служит неопровержимым материалом, говорящим не в пользу апендикулярной теории. Необходимо дополнительное изучение этого вопроса в дальнейших исследованиях.

Затем, несколько слов следует сказать о природе бесплодных покрышек завязи и столбиках пестика, являющихся непосредственным продолжением первого. По данному вопросу сходятся как представители апендикулярной теории, так и представители осевого происхождения цветка. Те и другие рассматривают названные элементы как видоизмененные листья.

Только Артюшенко (1947), на основании анатомического изучения истории развития цветка и плода у представителей *Caprifoliaceae*, пришла к обратному выводу. Она рассматривает указанные элементы как края рецептакулярной чаши.

Действительно, в случае нижней завязи все элементы цветка и околоцветника закладываются в виде бугорков на ранних стадиях развития цветка. Бесплодные же покрышки завязи, впоследствии образующие столбик пестика, не закладываются таким путем, а возникают позднее лишь из вытягивающегося края рецептакулярной чаши. В случае же верхней завязи, где представлены хорошо развитые плодолистики, последние закладываются как и все элементы цветка, в виде бугорков, на ранних стадиях развития генеративных органов. Это положение хорошо иллюстрируется рисунками Пейе (1862).

Характер израстания пестика в изросших цветках цикория так же дает материал, позволяющий рассматривать бесплодные покрышки завязи и столбик пестика лишь как края рецептакулярной чаши. Только на верхушке названных образований возникают листоподобные выросты, представляющие собой рыльце пестиков.

Что касается причин возникновения явлений израстания цикория, то следует указать, что они резко отличаются от таковых, свойственных гравилату. У последнего, как это было уже подробно разобрано выше, цветки, с поврежденной верхушкой роста оси, образуют придаточные побеги, завершающиеся образованием цветков в виде второог яруса. В данном же случае дело обстоит совсем по-другому. При явлениях пролификации у цикория имеет место возобновление и дальнейшее развитие точек роста. Поэтому трудно связывать причину израстания названного растения с действием на верхушку роста фитопатогенных начал или с различными формами их повреждения (насекомые или механические формы действия).

Действительно, если бы в данном случае имело место в какой бы то ни было форме воздействие на верхушку роста цветочной оси названных факторов, то так или иначе удалось бы, во-первых, установить следы этого повреждения, а во-вторых, обнаружить образование придаточных побегов. Но мне, несмотря на проведенный в этом направлении исключительно тщательный анализ, не удалось заметить ни того, ни другого. В связи с этим и в результате сопоставления изложенного материала с литературными данными в области физиологии растений, автор склонен связывать причину израстания цикория с физиологическими факторами.

В этой связи важное значение приобретают работы, задачей которых являлась разработка научных основ искусственного регулирования пола у растений и многократного чередования в индивидуальном развитии одних и тех же организмов, вегетативного роста и репродуктивного развития. Так, изменение пола, под влиянием различного режима минерального питания в почве удавалось получить Гарднеру (Gardner, 1922), Минину (1935, 1940) и многим другим. Не менее разительные данные по изменению пола были получены, затем, в результате изменения фотопериода, т. е. применения различной продолжительности дня. Наконец, изменение пола было замечено в результате удаления бутонов и цветков.

Из работ, связанных с изучением физиологических основ многократного чередования вегетативного роста с репродуктивным развитием у одних и тех же растений, в первую очередь следует упомянуть блестящие исследования Клебса (Klebs, 1918) и работы Ботвиновского (1934).

Приведенный материал дает основание связывать причину израстания цветков цикория с работами в указанном направлении. Эти суждения частично подтверждаются также некоторыми данными моих работ по получению экспериментальным путем явления пролификации плодов у розы.

В заключительной части анализа явлений пролификации цветков у цикория несколько слов следует сказать о морфологии соцветия верхнего яруса. Последние, как и соцветия всех других нормальных растений, окружены 8 внутренними и 5 наружными покровными листьями. Цветки, составляющие соцветия верхнего яруса, недоразвиты, но не проявляют каких-либо отклонений от цветков нормальных растений.

На этом автор заканчивает разбор типов и механизма пролификации у травянистых растений. Следует добавить к сказанному только то, что явление пролификации чаще встречается при втором цветении растений. Другими словами, случаи израстания цветков имеют место тогда, когда период образования органов плодоношения осуществляется при условиях

высокой температуры середины лета. У древесных же растений, у которых, обычно, закладка почек происходит в начале второй половины лета предыдущего года, наблюдается умножение случаев пролификации в тех случаях, когда это время совпадает с условиями высокой температуры и ограниченности влаги. Указанное положение подтверждается как многочисленными наблюдениями самого автора, так и при сопоставлении этих материалов с литературными данными.

Затем в заключение рассмотрения вопросов пролификации хотелось бы остановиться, хотя бы в нескольких словах, на чрезвычайно интересных явлениях, на первый взгляд близких к случаям пролификации, и резко отличающихся от последних при ближайшем с ними ознакомлении. Я имею в виду случаи образования у ряда растений выводковых почек вместо цветков и формирования таким путем побегов в виде второго яруса. Такой пример представлен на рис. 6, изображающем одну из форм лука (*Allium* sp.), широко применяющуюся в практике овощеводов. Для этой формы лука характерно образование выводковых почек вместо цветков в зонтиковидном соцветии.

Рис. 6. Образование выводковых почек вместо цветков на растениях *Allium* sp. (объяснение в тексте).

Вероятно, обнаруживая аналогию между названными явлениями и случаями пролификации, практика овощеводства и садоводства подобным растениям приписала названия пролиферирующие, например *Allium proliferum*.

Однако между указанными явлениями и процессом пролификации нет ничего общего. В данном случае мы имеем дело с явлениями вивипарии, служащими приспособлением растений к сохранению потомства при неблагоприятных для цветения условиях, выработанным в процессе эволюции. Явления же израстания или пролификации скорее служат возвратом к старому, пройденному растительными формами в процессе их развития.

Выводы

В настоящей работе были подвергнуты исследованию строение цветков *Geum rivale* L. и *Cichorium intybus* L. Целью исследования являлось, с одной стороны, изучение механизма пролификации и, с другой, выявление условий, способствующих возникновению названных явлений.

В результате проведения работы были сделаны следующие основные выводы.

1. Под пролификацией следует понимать осевое (аксиальное) израстание цветка, большей частью реверсионного порядка, вызываемое действием самых разнообразных факторов (физиологических, экологических, фитопатологических и повреждений энтомологического или механического характера) и сопровождаемое образованием нового цветоноса, завершающегося, в свою очередь, цветком или соцветием.

Изросшие цветки, как правило, не образуют нормальных плодов и жизнеспособных семян.

2. Процесс пролификации осуществляется или при помощи продолжения развития и вытягивания вверх точки роста (цикорий), или посредством ветвления цветочной оси и образования на последней придаточных побегов, несущих цветки (гравилат).

3. В результате пролификации происходят морфологические изменения элементов цветка: тычинки либо в целом превращаются в лепестковидные образования, либо на них образуются несвойственные им, нормально, лепестковидные выросты; элементы околоцветника (лепестки и чашелистики) утолщаются и приобретают, как и нормальные листья побега, зеленый цвет и, наконец, пестики остаются недоразвитыми (цикорий) или полностью атрофируются (гравилат).

Цветок верхнего яруса, в сравнении с цветками нормального растения, не проявляет заметных отклонений.

4. Последовательное превращение тычинок в лепестки и элементов околоцветника в сидячие листья, повидимому, показывает листовое происхождение названных органов.

5. Изросшие цветки у цикория обнаруживают независимое развитие семяпочек от стенок завязи, считающихся, обычно, плодолистиками, и отсутствие фактов срастания оснований тычинок с элементами околоцветника. Это обстоятельство служит, по мнению автора, материалом для заключения о недостаточной обоснованности апендикулярной теории происхождения нижней завязи у представителей *Compositae* и служит основанием для предположения о редукции или полном исчезновении плодолистиков у многих представителей с нижней завязью.

6. В качестве причин изрaстания цветков *Geum rivale* L. очевидно служат фитопатогенные начала или повреждения энтомологического характера. В качестве причин изрaстания цветков *Cichorium intybus* L. следует признать физиологические факторы, связанные с изменением режима питания.

7. Чередование типа соцветия корзинки с зонтиком у цикория, вероятно, указывает на филогенетическую близость путей развития у зонтичных со сложноцветными.

8. Изучение механизма пролификации и изменения элементов цветка, сопровождающих названные явления, способно дать материал для понимания морфологической сущности генеративных органов у тех или иных групп растений и дает материал для решения ряда филогенетических проблем. Но в то же время всегда необходимо иметь в виду, что эти материалы не могут быть приняты как абсолютно неизменные и вполне исчерпывающие, так как явления пролификации, хотя и являются изменениями реверсионного характера, но они, в силу эволюции, не воспроизводят полностью пройденного этапа.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. (1937). Анатомия растений. Руководство. — Артюшенко З. Т. (1948). К вопросу о морфологической сущности нижней завязи у некоторых представителей *Caprifoliaceae*, Бот. журн., 33, № 2. — Бекетов А. (1882). Уродливость цветков *Geum intermedium* и *Geum rivale*. Тр. СПб. общ. естествоисп., т. XII, вып. 2. — Вертоградова О. Н. (1938). Вирусные болезни растений и борьба с ними. Вып. 2. — Гоше Н. (1899). Руководство по плодоводству. СПб. — Кипен А. (1906). Прививка и обрезка винограда. — Кичунов Н. (1926). Очерк современного положения промышленного садоводства в Северной Америке. Тр. по прикл. бот., ген. и сел, прилож. 27. — Козо-Полянский Б. М. (1922). Введение в филогенетическую систематику высших растений. — Козо-Полянский Б. М. (1936). О природе цветка *Angiospermae*. Тр. Ворон. Гос. унив., т. IX, вып. 1. — Котт С. А. (1944). Позеленение цветов, пролификация и фасциация одуванчика обыкновенного. Сов. бот., № 4. — Кренке Н. П. (1928). Хирургия растений. — Мальцев С. (1905). Уродливость цветков *Geum rivale*. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., т. V. — Минин Е. Г. (1935). Физиологические основы техники внесения удобрений. Тр. ВИУАА, № 8. — Рыжков В. Л. (1946). Фитопатогенные вирусы. — Рытов М. (1925). Обрезка плодовых деревьев. — Федоров Ал. А. (1945). Об уродливости у *Plantago major* L. Сов. бот., т. XIII, № 6. — Шит П. Г. (1937). Плодоводство. — Штейнберг Е. И. (1936). О тератологических изменениях цветка *Phyllodoce coerulea* (L.) Bab. Бот. журн.

СССР, т. 21, № 4. — Эдельштейн В. (1926). Введение в садоводство. — Cohn T. (1914). Beiträge zur Kenntniss der Chenopodiaceen. Allg. Bot. Zeitschr. N. F. 6, Jena. — Duchartre P. (1881). Prolifications du cerisier. Soc. Centr Hort, Fr. Sér. III, T. 3. — Glueck H. (1919). Blatt- und Blütenmorphologische Studien. — Klebs (1918). Über die Blütenbildung von *Sempervivum*. Flora, Bd. 11—12. — Masters M. T. (1869). Vegetable teratology. London. — Payer J. B. (1857). Traité d'organogénie comparée de la Fleur. Paris. — Penzig O. (1890). Pflanzenteratologie, B. 1—2. — Pritchard E. (1916). Change of sex in hemp. J. of Her., vol. VII, n. 7, 675. — Schleiden J. M. (1837). Einige Blicke auf die Entwicklungsgeschichte des vegetabilischen Organismus bei den Phanerogamen. Wieg. Archiv Nat., I. — Wettstein R. (1935). Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig — Wien.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии Наук СССР
Ленинград

Я. Е. Элленгорн и В. А. Яблокова

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА TULIPA

С 8 рисунками

(Получено 20 XI 1947)

Вводные замечания

Нас интересовало выяснение вопроса о взаимосвязи pH нативного, pH И. Э. Т., rH, электростатического заряда и дисперсности в пыльцевом зерне. Существенный интерес это представляет потому, что в настоящее время многими авторами эти величины изучаются изолированно друг от друга, а, между тем, взаимосвязь между ними только и может дать представление о физиологическом состоянии живой материи. Конечно, крайне любопытно, что, например, мейотические хромосомы у гибрида химически, очевидно, тела однородные, можно окрасить дифференцированно (Элленгорн, 1947). Оказывается, что мейотические хромосомы различных родительских форм, имея одинаковый химический состав, характеризуются различием их И. Э. Т. Тем самым обнаруживаются физические различия в том случае, когда микрохимически тела представляются одинаковыми. Много работ посвящено изучению И. Э. Т. Изучается pH И. Э. Т. в онтогенезе у различных систематических групп и т. д. При всем интересе этих работ не вполне ясна цель, с которой, например, проводится изучение pH И. Э. Т. в эмбриогенезе. Получаются очень любопытные данные об изменениях pH И. Э. Т. в эмбриогенезе, но связь этих данных с общефизиологическими проблемами не ясна.

Для изучения pH И. Э. Т. применяются различные методы, и не всегда сравнение этих методов дает одинаковые величины (Роскин, 1946). По нашему мнению, это можно объяснить тем, что с помощью красочного метода, определяя pH И. Э. Т. хотя бы, например, в пыльцевом зерне, можно очень отчетливо обнаружить, что pH И. Э. Т. различных элементов пыльцевого зерна оказывается различным. Определяя И. Э. Т. методом катафореза, очевидно можно определить только некоторую интегральную величину, так как критерием служило бы движение пыльцевого зерна, как целого, к катоду или к аноду (Шредер, 1936). Правда, методом катафореза даже в ядре удавалось наблюдать движение хромосом к аноду, а ядерной мембраны — к катоду (Б. В. Кедровский, 1946). Но все же данные эти очень неточны и морфологически неопределенны.

Обнаружено, что электрокинетические потенциалы яиц *Cumingia* со студенистой оболочкой и без нее несколько различаются. Очень любопытны те измерения проводимости протоплазмы, которые были проведены Гельфаном (Gelfan S., 1928) на целом ряде животных и растительных организмов. Но проводимость целого организма — величина опять-таки неопределенная, и не ясно, из каких величин она составляется.

При всей неточности красочного метода определения pH И. Э. Т. все же следует именно ему отдать предпочтение в морфологических исследованиях, так как катафоретические методы или морфологически пусты, или движение частиц к катоду или аноду может сильно искажаться вязкими структурами клетки.

Нативное pH, конечно, нельзя определить точно, так как вкрадываются белковые ошибки, липоидные ошибки и т. д.

В литературе имеется много данных по поводу определения прижизненно внутриклеточного pH. Так, например, Ямаха (Yamaha G., 1935), с помощью индикатора, окрашивая мейотические хромосомы и ядра, определял их pH. Едва ли этот автор мог определять нативное pH. Как показано множеством работ школы Насонова Д. Н. (1940), прижизненно ядро не красится до наступления в нем состояния «паранекроза». Вероятнее всего, что, окрашивая ядра, этот автор мог определять электростатический заряд уже мертвых или умирающих ядер. Можно поставить вопрос о том, каково взаимоотношение этого заряда с нативным pH, но нативное pH живого ядра, не способного окрашиваться до наступления в нем патологических изменений, — это задача, которую мы не можем разрешить подобно тому, как ее решает Ямаха.

Смол (Small J., 1946) рекомендовал для этой цели применение ряда индикаторов Кларка. Он составлял их на двадцатиградусном спирту, не считая двадцатиградусный спирт сильно вредным агентом для живой клетки. Мы, однако, имели возможность убедиться, что двадцатиградусный спирт очень заметно желатинирует клетку, усиливая свечение ее на темном поле. Именно поэтому более подходящим нам кажется нейтральрот, так широко использованный школой Насонова Д. Н. (1940).

Особый интерес для нас представляла та величина, которую называют pH_{cr}. По сути дела, это есть сдвиг реакции прижизненно в отношении И. Э. Т. данной структуры. Эта именно величина указывает на то, насколько данная структура «жива», насколько она удалена от своего И. Э. Т. В связи с этой величиной представляло интерес исследовать «дисперсность», свечение тех или иных элементов на темном поле. А так как pH_{cr} стоит в прямой связи с электростатическим зарядом, то мы изучали метахроматические окрашивания, как показатель заряда фиксированных структур.

Дадим описание некоторых проделанных нами сравнительных изучений pH_n, pH И. Э. Т., pH_{cr}, «дисперсности» и электростатики на объекте, который исследовался многими авторами, — пыльцевом зерне *Tulipa*.

ИССЛЕДОВАНИЕ ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА

1. Определение pH_n

Если окрасить пыльцу тюльпана нейтральрот, то удается обнаружить в ней в общем кислую реакцию. Распределение зон кислотности в начальных стадиях окрашивания следующее (рис. 1). С периферии, непосредственно за оболочкой, удается обнаружить зону, слабо окрашенную, но имеющую желтовато-оранжевый оттенок. pH ее может лежать около 8.0 (рис. 1, *c*). За ней идет зона, окрашенная более интенсивно, оттенок ее помидорно-красный, а, следовательно, pH лежит около 6.0—6.5 (рис. 1, *d*).

Наконец, в центре пыльцевого зерна, или чаще у одной из стенок его, располагается зона очень слабой окраски, и реакцию ее на первой стадии окрашивания определить нельзя.

С ацетокармином можно установить, что зона эта представляет собой генеративную клетку (рис. 1, *b*).

У изученных нами растений пыльцевые зерна в отношении распределения зон различных pH схожи. Нами изучены пыльцевые зерна: *Galanthus, Narcissus, Amaryllis, Tulipa, Convallaria* и *Lilium vilmatea*. Нельзя говорить вполне точно о pH_n той или иной зоны уже потому, что первая зона может иметь pH_n от $\simeq 7.0$ до $\simeq 8.0$, вторая зона от $\simeq 5.5$ — $\simeq 6.5$. Кроме того, рассматривая пыльцевые зерна, окрашенные нейтральрот, можно обнаружить, что они разнокачественны в отношении кислотности их внутриклеточной реакции. Мы описали некоторую среднюю картину в первой фазе окрашивания.

Если пыльцевое зерно окрашивать более долгий срок слабо разбавленным нейтральрот, то можно наблюдать в нем гранулообразование. Аналогичные данные о характере окраски и концентрации краски при витальном окрашивании известны. Гранулообразование начинается

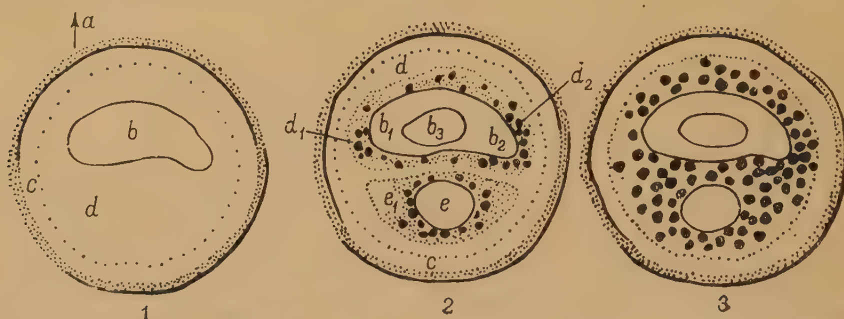


Рис. 1, 2, 3 — пыльцевые зерна *Tulipa*, окрашенные нейтральрот, — определение pH_n.

1 — начальная стадия окрашивания пыльцевого зерна: *a* — оболочка; *c* — периферические слои протоплазмы, имеющие реакцию $pH_n \simeq 8.0$; *d* — масса вегетативной клетки, имеющая $pH_n \simeq 6.5$; *b* — генеративная клетка — в начальных стадиях окрашивается плохо. Определить ее pH_n нельзя.

2 — прогрессирующее окрашивание пыльцевого зерна нейтральрот: $d_1 d_2$ — слои плазмы вегетативной клетки, облегающие генеративную; d_1 — цитоплазма около закругленного конца генеративной клетки; $pH_n \simeq 6.5$—6.0; d_2 — тот же слой около заостренного полюса генеративной клетки. В том случае, когда выпадают гранулы в массе вегетативной клетки, они скорее скопляются у локуса d_2, чем у локуса d_1; $b_1 b_2$ — генеративная клетка; b_1 — закругленный полюс генеративной клетки, имеющий $pH_n \simeq 6.5$—7.0; b_2 — заостренный полюс генеративной клетки — $pH_n \simeq 5.5$—6.0; b_3 — ядро генеративной клетки — не окрашивается; *e* — ядро вегетативной клетки — не окрашивается; e_1 — зона гранулообразования вокруг ядра в вегетативной клетке.

3 — сильное выпадение гранул нейтральрот в массе вегетативной клетки.

вокруг генеративной клетки и вегетативного ядра. В процессе окраски они делаются видимыми очень отчетливо (рис. 2, d_1, d_2, e_1). Зоны, в которых начинается гранулообразование, помечены на рис. 2 значками d_1, d_2 и e_1. При более долгом сроке окраски гранулы, увеличиваясь в размерах, заполняют всю массу вегетативной клетки. Не выпадают они в генеративной клетке и, разумеется, в ядре вегетативной клетки, а также в зоне *c*, имеющей щелочную реакцию.

С течением времени размер гранул увеличивается (рис. 3). В абортивных пыльцевых зернах, в зависимости от степени их абортивности, гранулообразование или сведено до минимума, как, например, в пыльцевых зернах с внутриклеточной реакцией около pH_n 7.0, или совсем отсутствует.

Мы сосредоточили свое внимание на изучении связей между различными свойствами протопласта, выбрав для этого наиболее подходящий объект — пыльцевые зерна *Tulipa*. Н. Т. Кахидзе (1945) изучила внутриклеточные реакции, характеризующие абортивные пыльцевые зерна.

Наибольший интерес представляет изучить pH_n в той стадии окрашивания, когда интенсивно прокрасились зоны около генеративной клетки и вокруг вегетативного ядра (рис. 2, d_1, d_2 и e_1). Оказывается, что генеративная клетка, окружаясь мелкими гранулами, хотя и прокрашивается очень слабо, все же имеет ряд весьма важных особенностей. Морфологически удается подметить, что один из полюсов ее больше заострен, чем другой (рис. 1, 2, 3). Морфологам различие концов генеративной клетки хорошо известно.

Приглядываясь внимательно к тому, как окрашивается генеративная клетка в поздних фазах при длительном окрашивании нейтральрот, можно заметить, что полюса ее окрашиваются не одинаково: тот полюс, который имеет более заостренные очертания, имеет более кислую внутриклеточную реакцию, он прокрашивается или в помидорно-красный, или в розоватый цвет ($pH_n \sim$ 5.5—6.0 на рис. 2, b_2); противоположный конец, обычно более округлый по своим очертаниям, имеет другую внутриклеточную реакцию, pH_n в нем достигает величины 6.5—7.0 (рис. 2, b_1). Иными словами, удается наблюдать полярность генеративной клетки в отношении распределения в ней кислотности.

В данном случае трудно сказать, чем обусловлена полярность генеративной клетки: различием ли концентрации ионов одной соли по полюсам ее (эффект концентрации), или же наличием одинаковых концентраций разных солей на ее полюсах (солевой эффект). Факт этот, во всяком случае, заслуживает внимания, если иметь в виду, что из генеративной клетки возникнут два спермия, судьба которых различна в процессе оплодотворения. Такая полярность генеративной клетки приводит к тому, что и слои плазмы вегетативной клетки, граничащие с полюсами генеративной клетки, оказываются различными: около заостренного полюса ее, имеющего кислую реакцию (рис. 2, b_2) плазма вегетативной клетки окрашивается несколько интенсивнее по сравнению с прокраской ее у закругленного противоположного полюса генеративной клетки (рис. 2, b_1).

Можно наблюдать, что гранулы стремятся с течением времени к скоплению вокруг вегетативного ядра и генеративной клетки. Выпадая, гранулы передвигаются в центростремительном направлении. Они быстрее передвигаются от периферии к кислому полюсу генеративной клетки, к заостренному полюсу ее, чем к округлому, более щелочному. Поэтому периферия пыльцевого зерна быстрее освобождается от гранул у острого полюса генеративной клетки, чем у округлого. Если кислый полюс генеративной клетки лежит в массе вегетативной клетки, то можно задать себе вопрос, как будет он влиять на слои плазмы вегетативной клетки? К чему поведет соседство двух граней (кислого полюса генеративной клетки и более щелочной плазмы вегетативной клетки)? Разберем этот вопрос в принципе, не желая уточнять его.

Пусть кислый полюс генеративной клетки в отношении концентрации в нем Н-ионов будет C_1, а граничащие с ним слои плазмы вегетативной клетки будут в отношении концентрации в них Н-ионов C_2. По уравнению Нернста мы сможем судить о том, откуда и куда будет осуществляться миграция Н-ионов и как слои будут заряжены относительно друг друга. Впервые этот принцип был сформулирован в работе В. Ю. Чаговца (1903), и им была показана возможность и правомочность применения уравнения Нернста в биологии (см. также Д. Н. Насонов и В. Я. Александров, 1944). Если в уравнении Нернста $E = \frac{RT}{nF} \ln \frac{C_1}{C_2}$ C_1 будет меньше, чем C_2, т. е. если внутриклеточная реакция в заостренном полюсе генеративной клетки будет кислее, чем в плазме вегетативной клетки, то знак E будет положительным. Острый полюс генеративной клетки будет заряжен положительно относительно окружающей его

плазмы. «С» мы выражаем как — lg $[H^{\cdot}]$ и, значит, по величине он будет равен отрицательному показателю степени.

Так как мы ведем рассуждения в отношении острого полюса генеративной клетки, то мы должны заключить, что Н-ионы или другие ионы, носители + заряда, будут мигрировать из плазмы вегетативной клетки в острый полюс генеративной клетки. Острый полюс генеративной клетки будет избирательно проницаем для катионов. Это явление приведет к тому, что цитоплазма около острого полюса генеративной клетки должна будет ощелочиться (поскольку она будет отдавать положительно заряженные ионы и в ней будет увеличиваться роль ОН-ионов). Раз плазма около острого полюса генеративной клетки ощелочится, а вследствие этого и сделается более жидкой, то центростремительное передвижение гранул около острого полюса генеративной клетки будет осуществляться быстрее.

Какие явления, с точки зрения термодинамики, могут иметь место около округлого конца генеративной клетки? Пусть опять pH_n округлого конца генеративной клетки будет C_1, а pH_n граничащей с ним плазмы — C_2; в этом случае знак Е будет по величине иметь или незначительную отрицательную величину, или будет равен нулю.

Если острый полюс заряжается относительно плазмы положительно, то округлый полюс или лишен заряда относительно соседних слоев плазмы, или же заряжен отрицательно. В противоположность острому полюсу, ему должна быть присуща селективная анионная проницаемость. Следовательно, если ток может потечь из плазмы в заостренный полюс генеративной клетки, то, наоборот, из округлого конца генеративной клетки ток потечет в плазму. Этими рассуждениями мы хотим показать то различие, которое имеется во взаимоотношениях острого и закругленного полюсов генеративной клетки с окружающими ее слоями плазмы. И тот факт, что взаимоотношения эти действительно различны (селективная катионная и анионная проницаемость), подтверждается прямым наблюдением за миграцией гранул около острого и закругленного полюсов генеративной клетки.

Можно задать себе вопрос о связи морфологии генеративной клетки с реакцией полюсов ее.

В более щелочном полюсе генеративной клетки коллоиды могут быть разжижены, а в более остром — несколько сгущены. Уже одно это может определить более округлые очертания щелочного полюса.

Хабенихт (W. Habenicht, 1934) объясняет катодное расплывание цилиндрика из куриного белка, находящегося между полюсами электродов постоянного тока, ощелочением цилиндра, а анодное «съеживание» его — укислением этого полюса. У генеративной клетки более кислый полюс может быть расценен, как анод, и очевидно, что белки в ней беднее водой, а более округлый полюс может быть расценен, как катод. В генеративной клетке этот именно полюс и имеет более щелочную реакцию. Можно сказать, что при наличии разности кислотностей на полюсах генеративной клетки масса ее должна находиться под действием электрического поля.

Электродвижущая сила могла бы достигнуть довольно значительной величины. Конечно, мы не можем вычислить ее вполне точно, так как не знаем соотношения одновалентных и двувалентных ионов и качественной характеристики этих ионов; однако тот факт, что клетка эта находится под действием электрического поля, несомненен вследствие различного pH_n ее полюсов.

Дадим более чем ориентировочный расчет электродвижущей силы между полюсами генеративной клетки. Примем опять pH_n полюсов ее за С. Пусть pH_n острого полюса генеративной клетки будет C_1, равное

$pH_n \simeq 5.5$, а тогда $\lg C_1 = -5.5$. Для округлого полюса $\lg C_2$ будет равен -6.5. E будет иметь положительную величину. Это означает, что H-ионы или вообще катионы будут мигрировать в острый полюс генеративной клетки как из слоя d_2, так и из тупого полюса генеративной клетки b_1.

Следует отдать себе отчет в том, что внутриклеточная кислотность определяется ионизацией вещества — наличием в белке диссоциации на $H^{\cdot}$ и OH'. Диссоциация материи генеративной клетки на полюсах ее различна. Нейтральрот, будучи индикатором, имеет в недиссоциированном состоянии другую окраску, чем в диссоциированном. В зависимости от соотношения $H^{\cdot}$, OH'-ионов и молекул, он и меняет свою окраску. Следовательно, определяя внутриклеточное pH, мы и определяем, насколько диссоциировано вещество. Именно диссоциация и определит заряд живого коллоида, так как этот заряд, создаваемый диссоциацией, отделяет коллоид от его изоэлектрической точки.

Ранее мы указывали, что периферия пыльцевого зерна имеет щелочную реакцию, а масса вегетативной клетки заметно более кислую. Не следует забывать, что и в этом случае между этими двумя слоями установятся совершенно определенные электрические взаимоотношения. Ток потечет от периферии пыльцевого зерна к массе вегетативной клетки, а электроны будут передвигаться в обратном направлении, что и может повести к окислительной реакции в массе вегетативной клетки и к восстановительной реакции на периферии пыльцевого зерна.

2. Определение окислительно-восстановительной способности пыльцевого зерна

Определяя эту величину, мы должны отдать себе отчет в том, с чем, собственно, мы будем иметь дело, что определяет ту или иную окислительно-восстановительную способность клетки.

Обычно определение rH сводится к тому, что тот или иной объект восстанавливает краску, не прокрашивается ею. Краски подбираются таким образом, что им присущи различные потенциалы восстановления. Лежат эти потенциалы между потенциалами водородного электрода и кислородного. По тому, какую краску восстановила данная структура, конечно, приблизительно, и можно судить о ее потенциале. Если известно pH этой структуры и ее потенциал, то и можно вычислить ее rH.

Определить окислительно-восстановительные характеристики пыльцевого зерна прижизненно можно, окрашивая его толуидинблау. Эта реакция была описана нами в ряде работ (Кахидзе, 1945; Элленгорн и Сулакадзе, 1946). Дадим в этой работе более подробное разъяснение нашего метода определения окислительно-восстановительных реакций.

Толуидинблау не изменяет своей окраски от изменения кислотности буфера. В противоположность индикаторам для определения pH, молекулы его не меняют своей окраски при различной степени диссоциации их. Окраска изменяется, если окрашивают катионы или же анионы данной краски. Окраска анионами толуидинблау обусловливает зеленый цвет, а окрашивание катионами дает фиолетовый цвет окраски. Толуидинблау является оксиредукционным индикатором. Эта краска дает «метахроматическое окрашивание». Установлено, что в живой клетке при действии на нее кислот они скопляются у наиболее кислого полюса клетки, а при действии щелочей последние концентрируются у наиболее щелочных локусов клетки. Окислительные вещества, введенные в клетку извне, точно так же скопляются у наиболее окислительных локусов клетки или ткани, а восстановительные — у наиболее восстановительных [Келлер и Гикльхорн (R. Keller und J. Gicklhorn, 1928)]. В сильно окисленном

состоянии толуидинблау присущи фиолетовые оттенки; полувосстановленная краска зеленоватая. Это можно показать и окисляя толуидинблау H_2SO_4 из бюретки, подбавив в него $KMnO_4$ и H_2O_2. При этом, окисляясь, толуидинблау зеленеет. По указанному принципу различно окисленные формы толуидинблау и скопляются в окислительных локусах равной силы. Келлер и Гикльхорн (1928) обратили на это явление специальное внимание, обозначив его как «один из парадоксов электрофизиологии». Впоследствии этот «парадокс» был очень подробно изучен.

Изменение цвета толуидинблау связано с тем, что ему присущи три константы диссоциации: в области pH 2.0—pH 5.0 $\frac{dy}{dx}=0.006$; в области pH 5.0 — pH 7.0 $\frac{dy}{dx}=0.004$ и, наконец, в пределах pH 7.0 — — pH 12.0 $\frac{dy}{dx}=0.003$. Эти именно константы диссоциации и определяют процесс окисления краски. Так как $\frac{dy}{dx}$ является величиной, определяющей угол наклона кривой к оси абсцисс, то ясно, что кривая имеет два излома: первый у pH = 5.0; где с большего угла наклона $\frac{dy}{dx}=0.006$ она переходит к меньшему $\frac{dy}{dx}=0.004$ и у pH = 7.0, где со среднего угла наклона к оси абсцисс она переходит к наименьшему $\frac{dy}{dx}=0.003$.

Толуидинблау может окисляться в условиях различных скоростей. При скорости окисления $\frac{dy}{dx}=0.004$ краска дает сине-зеленое окрашивание; при скорости окисления $\frac{dy}{dx}=0.003$ краска дает зеленые или желто-зеленые оттенки окраски; наконец, область полного окисления толуидинблау характеризуется скоростью $\frac{dy}{dx}=0.006$.

Окрашивая клетку прижизненно, мы и сможем наблюдать, что различные части ее прокрашиваются в различные оттенки.

Если методы определения rH базируются на том, что изучаются явления восстановления краски того или иного потенциала, то наши методы определения окислительного режима клетки связаны с тем, что мы изучаем степень окисления толуидинблау. Толуидинблау, азур, метиленблау замечательны тем, что потенциалы изменения их окисленных форм лежат как-раз в области изменения потенциалов при биологических процессах. Например, та зона пыльцевого зерна, которая примыкает к оболочке и обозначена нами *C* на рис. 5, окрашивается толуидинблау в фиолетовый цвет. Она имела pH = 8.0. Судя по тому, что толуидинблау окрашивает ее в фиолетовый цвет, мы можем сказать, что $\frac{dy}{dx}=0.006$ и, значит, реакция может быть только восстановительной — rH $\simeq 14$. Поясним, как именно можно определить rH по окраске толуидинблау. На рис. 4 дана связь E_h и rH в зависимости от процента восстановления или окисления краски. В первой части кривой изогнутый ее конец характеризуется $\frac{dy}{dx}=0.006$ (первый квадрат слева), во втором и третьем квадратах $\frac{dy}{dx}=0.004$. Если в первом квадрате условия были таковы, что могло возникнуть зеленое или синее окрашивание, то уже в условиях второго и третьего квадрата могут возникнуть синие или сине-зеленые окраски. И, наконец, в четвертом квадрате слева $\frac{dy}{dx}=0.003$; красят катионы очень сильно и может возникнуть только фиолетовое окрашивание.

Если в нашем случае для зоны C наблюдается фиолетовое окрашивание (первый квадрат справа на рис. 4), то rH и может быть $\simeq 12$.

Плазма генеративной клетки, имевшая pH 6.5—5.5, имеет несколько другой оттенок, она выглядит голубоватой. $\frac{dy}{dx}$ лежит в области $\frac{dy}{dx} = 0.004$, rH $\simeq 14$. В данном случае мы могли бы сказать, что мы измеряем ту окислительную и восстановительную силу среды, которая при данном pH способна так или иначе окислить краску.

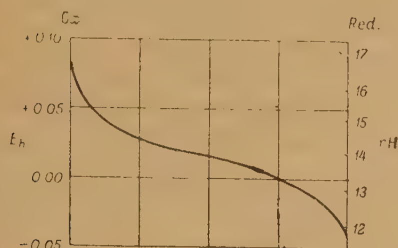


Рис. 4. Кривая — титрование метиленблау pH = 7.0.

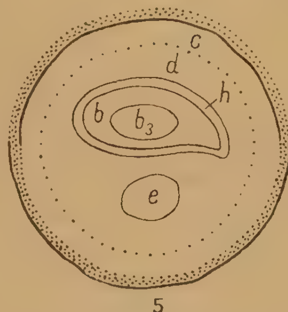


Рис. 5. Пыльцевое зерно, окрашенное толуидинблау.

C — фиолетовоокрашенная периферическая зона пыльцевого зерна. Восстановительная реакция, rH $\simeq 14$; d — зеленоокрашенная масса вегетативной клетки — окислительная реакция, rH > 14; b — голубоватое окрашивание плазмы генеративной клетки, rH < 14; b_3 — зеленоокрашенное ядро генеративной клетки; ему присуща окислительная реакция, rH$>$14; e — серо-фиолетовое ядро вегетативной клетки, имеющее восстановительную реакцию, rH $\simeq 12$; h — щель между вегетативной и генеративной клетками, заполненная жидкостью с восстановительной реакцией.

Полюса генеративной клетки заметно различались по pH, а по окислительно-восстановительным реакциям этого наблюдать не удается.

Если две структуры обладают различной величиной pH, но окислительные способности их близки или одинаковы, то объяснить это можно только тем, что собственные заряды коллоидов различны. Почти нейтральный окислительно-восстановительный режим генеративной клетки лежит между pH 6.0 — pH 5.5. Несмотря на резкое различие pH по полюсам, в них не удается наблюдать различия окислительно-восстановительной работы. Нейтральность rH падает в данном случае на pH 6.0 — pH 5.5.

Что касается до ядра генеративной клетки, то оно выделяется тем, что на фоне голубой генеративной клетки окрашивается в зеленый цвет (рис. 5, b_3) следовательно, реакция его окислительная, rH > 14.

Из литературы известно, что в отношении плазмы ядро заряжено положительно. Судя по данным Ямаха, в мейозисе pH ядра по сравнению с плазмой, характеризуется более кислым pH.

Другое следует сказать о ядре вегетативной клетки. Будучи расположено в массе не восстановительной, а уже окислительной цитоплазмы (рис. 5, e) обреченное на дегенерацию, оно имеет восстановительные характеристики — rH его $\simeq 12$.

Вся масса вегетативной клетки, за исключением восстановительной периферии, прокрашивается в зеленый цвет (рис. 5, d), а значит реакция ее окислительная, так как цвет окраски зеленый и $\frac{dy}{dx}$ лежит между 0.003—0.004, rH > 14.

Имеются две клетки: генеративная — с почти нейтральной протоплазмой и окислительным ядром и вегетативная — с окислительной протоплазмой и восстановительным ядром. Клетка генеративная прогрессивна в своем развитии и имеет нормальные окислительно-восстановительные

характеристики плазмы и ядра, а в клетке, обреченной на дегенерацию, вегетативной, нормальные окислительно-восстановительные характеристики плазмы и ядра отсутствуют.

Мы уже отметили, что pH основной массы вегетативной клетки не превышает pH = 6.5, а между тем ей присуща окислительная реакция, что можно объяснить положительным зарядом вещества ее.

Если бы при pH — 6.5 реакция была восстановительной, то E_h было бы — 0.1—0.2 v, но так как в нашем случае реакция окислительная, то E_h может иметь только положительную величину $E_h \simeq +$ + 30 mv.

Следует обратить внимание на то, что 1) веществу клетки, обреченной на дегенерацию, присущ положительный заряд. Процессы окисления в плазме этой клетки связаны с положительным зарядом ее коллоидов; 2) при том же pH (а может быть даже более щелочном или более кислом) плазме генеративной клетки присуща более восстановительная реакция, что можно объяснить отрицательным зарядом ее коллоидов $E_h \simeq -$ 60 mv, — 30 mv. Таковы характеристики этих двух клеток.

Между генеративной клеткой и массой вегетативной клетки имеется узкий зазор. Трудно сказать, чем он заполнен, но реакция этого зазора восстановительная и он окрашивается в фиолетовый цвет, хорошо выделяясь на зеленом фоне центральной части вегетативной клетки (рис. 5, *h*). Мы, определяя окислительно-восстановительные реакции, судим по цвету окраски толуидинблау о том, какие $\frac{dy}{dx}$ характеризуют прижизненное окрашивание. Мы не создаем нового метода определения rH, а пытаемся критически рассмотреть процесс витального окрашивания и, осмыслив его, сделать заключения об оксиредукционном процессе на основании окраски.

3. Определение pH И. Э. Т. (pH изоэлектрической точки)

Посмотрим теперь pH И. Э. Т. пыльцевого зерна. Для определения pH И. Э. Т. мы фиксировали мазки пыльцевых зерен спиртом, а затем окрашивали их кислой (фуксином) и основной (метиленблау) красками в буферах различного pH. Метод этот описан во многих работах. К сожалению, сохранить такие препараты невозможно. Крайне трудно их обезводить обычными методами: спирт, служащий для обезвоживания, имеет очень малую диэлектрическую постоянную и вследствие этого структуры могут принимать в нем положительный заряд и обесцвечиваться.

Вполне возможно, что и элементы протопласта точно так же при обезвоживании препарата в спирту меняют заряд и именно вследствие этого протопласты легко обесцвечиваются. Мы изучали препараты, окрашенные фуксином и метиленблау в капле краски, не пытаясь их сохранить.

В буфере pH 5.0 можно наблюдать следующее: та зона, что была отмечена нами как *C* в рисунках 1, 2, 3, 5, уже в pH 5.0 окрашивалась и кислой краской (фуксином), и основной (метиленблау) и имела фиолетовый оттенок (рис. 6). Следовательно, pH И. Э. Т. ее лежало в области около pH 5.0. Если вспомнить, что pH_n для этой зоны был равен pH_n 8.0, то можно вычислить то, что обозначено, как «критическая реакция», т. е. pH И. Э. Т. — pH_n. Очень детально это соотношение было исследовано Ямаха и Ишии (G. Yamaha und T. Ishii, 1933).

Указав, что pH_{cr} = pH И. Э. Т. — pH определяет электростатический заряд, эти авторы изучили эту реакцию изолированно от других свойств клетки. Тем самым, с нашей точки зрения, они не придали величине pH_{cr} биологического значения.

Мы попытаемся, изучив ряд свойств клетки, показать не только величину pH_{cr}, но и значение ее.

Если мы из pH И. Э. Т. > 5.0 (для этого слоя) вычтем $pH_n = 8.0$, то мы получим отрицательную величину, что и будет свидетельствовать о $pH_{cr} > -2$ или же об отрицательном электростатическом заряде коллоида. Напомним, что в этом случае при щелочном pH_n реакция была восстановительной.

Если восстановительная реакция падает на pH_n 8.0, то это может быть в том случае, если заряд мицелл будет отрицательным. Для восстановительной реакции при $pH_n \simeq 8.0$ E_h только и может иметь отрицательный знак. Значит, заряд мицелл можно определить, рассматривая связь, имеющуюся между pH_n и pH И. Э. Т. и между pH_{cr} и окислительно-восстановительной реакцией. Два этих метода в данном случае дают одинаковые результаты.

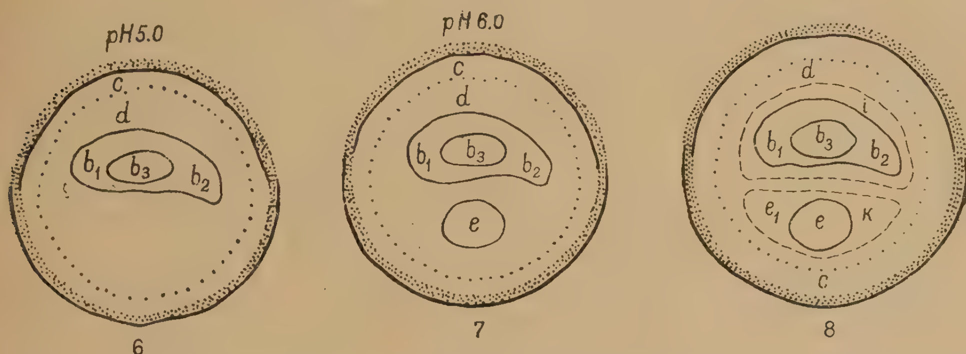


Рис. 6 и 7. Определение pH И. Э. Т. пыльцевого зерна при окрашивании метиленблау + фуксин.

6 — в буфере pH 5.0. *C* — фиолетово-красная периферическая зона пыльцевого зерна — около И. Э. Т.; *d* — пунцово-красная масса плазмы вегетативной клетки до И. Э. Т.; b_1 — фиолетовоокрашенный округлый полюс генеративной клетки — около И. Э. Т.; b_2 — синеокрашенный заостренный полюс генеративной клетки — за И. Э. Т.; b_3 — розовоокрашенное ядро генеративной клетки — до И. Э. Т.

7 — в буфере pH 6.0. *C* — фиолетовоокрашенная периферическая зона пыльцевого зерна — около И. Э. Т.; *d* — розово-фиолетовая масса плазмы вегетативной клетки до И. Э. Т.; b_1 — округлый полюс генеративной клетки, окрасившейся в голубой цвет — за И. Э. Т.; b_2 — заостренный полюс генеративной клетки, окрасившейся в темносиний цвет — за И. Э. Т.; *e* — ядро вегетативной клетки, окрашенное в голубой цвет — за И. Э. Т.

Рис. 8. Пыльцевое зерно на темном поле.

C — слабосветящаяся периферическая зона; *d* — умеренно-светящаяся масса плазмы вегетативной клетки; *i* — плазма, облегающая генеративную клетку; свечение ее значительно более сильное; b_1 — оптически пустой, почти не сияющий округлый полюс генеративной клетки; b_2 — заостренный полюс генеративной клетки с расположенной в нем сильно сияющей зернистостью; b_3 — оптически пустое ядро генеративной клетки; *e* — оптически пустое ядро вегетативной клетки; e_1k — сильно светящаяся обкладка вокруг ядра вегетативной клетки.

Следующий слой, обозначенный нами как *d*, в pH 5.0 имеет пунцовую окраску, а в pH 6.0 (рис. 7) он окрашивается в фиолетовый тон. Это свидетельствует о близости pH И. Э. Т. 6.0 к изоэлектрической области. Вероятно, pH И. Э. Т. больше 6.5. Этот слой имел прижизненно $pH_n < 6.5$ и, следовательно, если бы мы из pH И. Э. Т. больше 6.5 вычли $pH_n < 6.5$, то получили бы положительную величину, а значит электростатический заряд этой зоны должен быть положительным, а pH_{cr} имело бы положительную величину.

Рассматривая связь окислительно-восстановительных реакций и pH_n для этого слоя, мы также пришли к выводу о том, что коллоиды его (мицеллы) должны были бы иметь положительный заряд. Величину потенциала заряда (E_h) можно получить, зная pH и rH по формуле: $E_h = 0.029\ (rH - 2\ pH)$.

В нашем случае pH было примерно равно 6.5, а rH было окислительным — не меньше 14. Тогда

$$E_h = 0.029\ (14-13)$$

$$E_h = +30\ mv.$$

Вегетативное ядро трудно различимо при пунцово-красной окраске массы вегетативной клетки в pH 5.0, но уже в pH 6.0 оно имеет голубой оттенок и, значит, pH И. Э. Т. его лежит между pH 5.0 и pH 6.0.

Масса протопласта, расположенная по периферии пыльцевого зерна, далеко сдвинута от ее изоэлектрической точки в щелочную сторону — $pH_n \simeq 8.0$; pH И. Э. Т. < 6.0. Центрально расположенная часть вегетативной клетки только незначительно сдвинута от изоэлектрической точки. $pH_n < 6.5$ и pH И. Э. Т. > 6.5. Конечно, эти определения очень грубы, но нам важно было уловить, влияет ли сдвиг реакции плазменных коллоидов в отношении И. Э. Т. на изменение какого-либо из свойств коллоида. Что касается генеративной клетки, то в pH 5.0 заостренный полюс ее (рис. 6, b_2) окрашивается в синий цвет, следовательно pH И. Э. Т. его лежит до 5.0. Допустим, что оно 4.5. В то время как закругленный конец окрашивается в фиолетовый цвет и, значит, лежит в области И. Э. Т. (рис. 6, b_1), для заостренного конца генеративной клетки $pH_{cr} = 4.5-5.5 = -1$. Мы можем сказать, что заряд его должен быть отрицательным, а pH_{cr} достигает — 1.0. Для округлого: $pH_n = 6.5$, pH И. Э. Т. = 5.0, а $pH_{cr} = -1.5$.

Рассматривая связь окислительно-восстановительных реакций и pH_n и найдя, что полюса генеративной клетки, имея различные pH_n, не различаются по их окислительно-восстановительным реакциям, мы вынуждены были допустить, что заряды полюсов должны были бы быть различными. Определяя величину pH_{cr}, мы и нашли, что для разных полюсов оно имеет различную величину, что и подчеркивает тот факт, что полюсам генеративной клетки должны быть присущи различные заряды.

Так как коллоиды генеративной клетки сдвинуты от И. Э. Т. в щелочную сторону и заряд их отрицателен, то, несмотря на кислое pH, им и свойственны почти нейтральные реакции.

4. Изучение пыльцевого зерна на темном поле

На темном поле мы видим свечение массы протопласта различной степени интенсивности. Для лиофильных коллоидов нет оснований судить по силе их свечения о величине частиц, но если невозможно указать на непосредственную связь между величиной частиц и свечением их, выразив ее определенной формулой, то в принципе мы можем сказать, что нативное состояние коллоида в значительной мере определяет силу его свечения.

Опишем один опыт, из которого можно сделать вывод о нативном состоянии коллоидов и силе их свечения на темном поле.

Возьмем эпидермис лука и дадим ему плавать нижней поверхностью на растворах KNO_3 — 0.3 M и $Ca(NO_3)_2$ — 0.2 M. Иными словами, повторим классический опыт Холодного (1923). Эти растворы, практически, являются изотоническими в отношении клеток эпидермиса чешуй лука, но раствор $Ca(NO_3)_2$ является сильным желатинизатором плазменных коллоидов (Д. А. Сабинин, 1939). Продолжим опыт 15 мин., а затем вынем эпидермисы, обмоем их водой и, положив под одно покровное стекло, рассмотрим на темном поле микроскопа так, чтобы оба эпидермиса уме-

стились в одном поле зрения и чтобы можно было сравнить относительную силу свечения их на темном поле. Эпидермис, выдержанный в растворе $Ca(NO_3)_2$, будет светиться на темном поле гораздо сильнее, чем эпидермис, обработанный раствором KNO_3, следовательно на состояние коллоидов сказывалось желатинирующее действие раствора 0.2 M $Ca(NO_3)_2$.

Если бы мы имели лиофобные коллоиды, то сила свечения их определялась бы степенью дисперсности коллоидов. Для лиофильных коллоидов и в частности для коллоидов живой клетки нельзя сказать, чтобы сила свечения их на темном поле стояла в той же зависимости от величины коллоидных частиц, как для лиофобных. Может быть вообще понятие о «степени дисперсности» лиофильных коллоидов лишено смысла. Но, однако, исследования живых протопластов на темном поле — метод очень мощный и полезный. Совершенно несомненно, что изучение коллоидов на темном поле говорит о состоянии их, о том, насколько они близки к состоянию геля. Именно поэтому мы и будем изучать живые протопласты на темном поле.

В только что описанном опыте, где изучалась сила свечения эпидермисов, обработанных KNO_3 и $Ca(NO_3)_2$, следует помнить, что после воздействия $Ca(NO_3)_2$ значительно возрастает вязкость протопластов и они приближаются к состоянию геля. Одновременно с этим возрастает и сила свечения их, а, следовательно, можно думать, и размеры коллоидных частиц протопластов. Сила свечения протопластов может быть интенсивной — они будут сиять белым светом; или они будут светиться слабее — серовато-голубым светом; или, наконец, не будут сиять вовсе. Для лиофобных коллоидов сила свечения и укажет на величину коллоидных частиц, составляющих данную среду. Чем крупнее частицы, тем свечение будет сильнее. Крупные частицы сильнее рассеивают свет, чем мелкие, и вот этот рассеиваемый свет и виден на темном поле. Для лиофильных коллоидов нельзя сказать этого столь определенно. Зона пыльцевого зерна, для которой $pH_n = 8.0$, pH И. Э. Т. < 6.0, а $pH_{cr} > -2.0$, и характеризуется очень малым свечением (рис. 8). Пыльцевое зерно словно окутано с периферии высокодисперсной зоной. Зона *d* характеризуется тем, что pH И. Э. Т. ее очень близко к pH_n; значит, pH_{cr} имеет положительную величину, но очень небольшую. Это обстоятельство говорит за то, что коллоид недалек от изоэлектрической точки, будучи чуть сдвинут в кислую сторону в отношении своего И. Э. Т. Это именно и обусловливает не только окислительный уровень, но и сильное свечение этой зоны.

Мы разобрали два примера: в одном из них (периферия пыльцевого зерна) pH_n было сдвинуто от pH И. Э. Т. в щелочную сторону, и это определило не только отрицательный заряд и восстановительную реакцию, но и щелочность реакции, а также и высокую дисперсность его. В другом случае близость pH_n к pH И. Э. Т. (слой *d*) определила положительный заряд, окислительную и кислую реакцию и усиленное свечение на темном поле. Коллоид от И. Э. Т. был сдвинут в кислую сторону.

Рассмотрим теперь генеративную клетку. На темном поле она почти оптически пуста. pH И. Э. Т. ее лежало у одного полюса (заостренного) $\simeq 4.5$, а у другого $\simeq 5.0$. Для обоих полюсов pH_{cr} имеет отрицательную величину и, значит, коллоиды сдвинуты в щелочную сторону от И. Э. Т. В данном случае отрицательная величина pH_{cr} сопровождается восстановительной реакцией. Коллоиды этого слоя опять высоко дисперсны. В нашем случае получилось, что сдвиг коллоида в кислую сторону от его И. Э. Т. и положительный заряд коллоидных частиц определяет низкую дисперсность. Сдвиг в щелочную сторону и отрицательный заряд, наоборот, приводят к высокой дисперсности.

Известно, что вблизи И. Э. Т. коллоиды обладают минимальной растворимостью, минимальным набуханием, минимальной вязкостью и минимальным осмотическим давлением. Если слой *d* близок к И. Э. Т., то он и должен отличаться именно этими особенностями. В связи с этим делается понятным центростремительное передвижение гранул — они двигаются в слой *l*, *k*, т. е. по линии наименьшего сопротивления. Пфейфер (H. Pfeiffer, 1940) пишет, что «определенная отдаленность pH_n от pH И. Э. Т. должна быть свойственна оптимальной функциональной жизненности». Может быть близость pH И. Э. Т. к pH_n для вегетативной клетки в какой-то степени и является чертой регрессивности ее коллоидов. Остается еще добавить, что округлый конец генеративной клетки светит крайне слабо и в нем нельзя отметить каких-либо структур. В заостренном конце генеративной клетки, имеющем более кислую внутриклеточную реакцию, наоборот, иногда удается подметить какую-то зернистость, сильно светящуюся на темном поле.

5. Электростатические заряды

Так как мы определяем электростатические заряды, окрашивая фиксированные препараты толуидинблау, то необходимо указать ту разницу, которая имеет место при определении с этой краской окислительно-восстановительных реакций прижизненно и электростатических зарядов на фиксированном препарате.

Окрашивание фиксированной ткани определяется только, или почти только, электрическим зарядом ткани. Пфейфер пишет, что «мозаика токов» переходит в «мозаику зарядов» в процессе фиксации. Если в качестве фиксирующей жидкости употреблять не электролит, а, например, спирт, то мозаика зарядов не очень сильно исказится по сравнению с мозаикой токов.

Окрасим пыльцевое зерно, фиксированное спиртом, очень слабым раствором толуидинблау (1/50 000). Положительный заряд зоны *d* сможет вступить в обменную ионную реакцию только с анионами краски. Из краски эта зона пыльцевого зерна возьмет только анионы. Окраска анионами толуидинблау имеет зеленый оттенок. И действительно, зона *d* пыльцевого зерна окрашивается в зелено-синий цвет. Значит $\frac{dy}{dx} = 0.004—0.003$. Наоборот, плазма генеративной клетки, имеющая $pH_{cr} \simeq -1.0$; $\simeq -1.5$, сможет сильно окислить краску, прокраситься в фиолетовый цвет, имея отрицательный электростатический заряд. $\frac{dy}{dx}$ будет равно $= 0.006$.

На основании изучения pH_n и связи окислительно-восстановительных реакций с E_h, мы пришли к выводу о зарядах материи различных зон пыльцевого зерна.

В данном случае мы можем непосредственно обнаружить заряды отдельных элементов пыльцевого зерна и полученные нами данные полностью совпадают с теми выводами, которые были сделаны ранее.

Зная pH_n, pH И. Э. Т., свечение на темном поле, окислительно-восстановительные реакции, мы всегда можем вычислить любую из этих величин, или хотя бы ориентировочно указать параметры ее, исходя из знания не данной реакции, а других реакций. Дадим этому конкретный пример: мы не можем определить pH_n ядра генеративной клетки — оно не красится нейтральрот. Но электростатический заряд его отрицателен. Оно также прокрашивается в фиолетовый цвет. Если pH И. Э. Т. его лежит между pH 5.0 и pH 6.0 (в pH 5.0 оно розовое, а в pH 6.0 — голубое), а электростатический заряд отрицателен, то мы можем сказать, что

pH_{cr} = И. Э. Т. (равное 5.5) минус pH_n равно величине отрицательной (электростатический заряд). Отсюда можно заключить, что pH_n для ядра генеративной клетки должен быть по величине больше 5.5.

Другое можно сказать о ядре вегетативной клетки; pH И. Э. Т. его лежит в области между pH 5.0 и pH 6.0. Допустим, что оно равно 5.5. А так как его электростатический заряд отрицателен, то pH_{cr} для него тоже имеет отрицательную величину. Заметим, что оно оптически пусто. Однако существенная разница между ядром генеративной клетки и ядром вегетативной клетки заключается в том, что прижизненно для генеративной клетки мы установили окислительную реакцию ее ядра, а для ядра вегетативной клетки — реакция восстановительная. Значит, для ядра вегетативной клетки прижизненно pH_n могло бы быть больше 5.5 и больше 7.0, так как в нем не происходит сильного окисления толуидинблау $\frac{dy}{dx} = 0.003$. Для ядра генеративной клетки pH_n больше 5.5, но меньше 6.0, так как изменение толуидинблау при прижизненной окраске его определяется $\frac{dy}{dx} = 0.006—0.004$.

ЛИТЕРАТУРА

Кахидзе Н. Т. Цитофизиологическое исследование эпидермиса листа миндаля Сообщ. АН Груз. ССР, VI, № 4.—Кахидзе Н. Т. (1945). Физиологический анализ пыльцы гибридов между персиком и миндалем. Сообщ. АН Груз. ССР, *VI*, № 6.— Кахидзе Н. Т. (1947). Влияние аэрации на проницаемость эпидермальных клеток чешуй лука. Сообщ. АН Груз. ССР, *VIII*, № 3.—Кедровский Б. В. (1946). Белковая структура клеточного тела. Изд. АН СССР, М.—Л.—Михаэлис Л. (1932). Окислительно-восстановительные потенциалы и их физиологическое значение. Гос. Хим.-техн. изд., М.—Насонов Д. Н. и В. Я. Александров. (1940). Реакция живого вещества на внешние воздействия. Изд. АН СССР. М.—Л.—Насонов Д. Н. и В. Я. Александров. (1944). О причинах возникновения биоэлектрических потенциалов. Усп. совр. биолог., *XVII*, вып. 1.—Роскин Г. И. (1946). Изоэлектрические пункты клеток и их изменения в норме, развитии и патологии. Усп. совр. биолог., *XXII*, вып. 2/5. Изд. АН СССР, М.—Л.—Сабинин Д. А. (1940). Минеральное питание растений. Изд. АН СССР, М.—Холодный Н. Г. (1923). Zur Frage über die Beeinflussung des Protoplasmas durch mono- und bivalente Mettallionen. Beih. z. Bot. Zbl., 39.—Чаговец В. Ю. (1903). Очерк электрических явлений на живых тканях с точки зрения новейших физико-химических теорий. Сер. докт. дисс., допущ. к защите в И. и ВМА в 1902—1903 уч. г., № 94, вып. 1.—Шредер В. Н. (1936). О природе электрокинетических потенциалов живых клеток. Биолог. журн., *V*, № 4.—Элленгорн Я. Е. (1947). О разном окрашивании родительских хромосом у гибридов. ДАН СССР, *LVI*, № 9.—Элленгорн Я. Е. и К. А. Петрова. (1948). О разном окрашивании хромосом у гибридов. Бот. журн., *33*, № 1.—Элленгорн Я. Е. и Т. С. Сулакадзе. (1946). Оксиредукционный потенциал в процессе закалки пшеницы. Сообщ. АН Груз. ССР, *VII*, № 1—2.—Gelfan S. (1928). The electrical conductivity of protoplasma. Protoplasma, *4*, H. I.—Habenicht W. (1935). Die Wirkung des galvanischen Stromes auf den Eiweisszylinder nach du Bois-Reymond. Protoplasma, *22*.—Keller R. und J. Gicklhorn. (1928). Methoden der Bioelektrostatik. Handb. d. biol. Arbeitsm. Abt. V. Teil 2, H. II.—Pfeiffer H. (1940). Experimentelle Cytologie. Chron. Bot. *4*. Leiden-Holland.—Small J. (1946). PH and Plants. Baillière, Tindall and Cox. London.—Yamaha C. (1935). Uber die pH-Schwankung in der sich teilenden Pollenmutterzellen einiger Pflanzen. Cytologia, *6*, № 4.—Yamaha G. und T. Ishii (1933). Ueber die Wasserstoffionen-konzentration und die isoelektrische Reaktion der pflanzlichen Protoplasten, insbesonders des Zellkernes und der Plastiden. Protoplasma, 19.

Лаборатория отдаленной гибридизации АН СССР
и Лаборатория физиологии растений
Естественно-научного института им. П. Ф. Лесгафта.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

М. Н. Караваев

О РЕЛИКТОВЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ CARAGANA JUBATA POIR. НА СЕВЕРЕ ЯКУТИИ, В НИЗОВЬЯХ Р. ЛЕНЫ

Одним из весьма любопытных явлений, в ботанико-географическом отношении, является факт нахождения на крайнем севере Якутии, далеко за полярным кругом, типичного представителя альпийского пояса центральной Азии, горного ксерофита *Caragana jubata* (Pall.) Poir.

Впервые это растение в этих местах было собрано в 1806 г. Адамсом, во время его путешествия в устье р. Лены за трупом мамонта. В дальнейшем сборы были повторены Германом Нильсоном (Herman Nilsson) в 1898 г. на скалах Кумахсур; далее Кашкаровым в 1914 г. у Аджергай (против Утях-хая) и Чабаган (Тёбётен), Гончарук В. Т. в 1915 г. в 60 км ниже пос. Булун; Георгиевским Г. в 1926 г. на горе Киземах у устья р. Лены и, наконец, в 1938 г. автором настоящей статьи на территории Булунского района на северных отрогах Хараулахских гор.

Таким образом, как можно судить по имеющемуся в нашем распоряжении гербарному материалу, все сборы этого вида карагана на севере Якутии произведены на довольно ограниченной территории в нижнем течении р. Лены севернее 71° с. ш. В то время как основной ареал данного растения находится очень далеко в горах центральной Сибири (Восточные Саяны, Витимо-Патомо-Олекминское нагорье, Танну-Ола), Средней и центральной Азии (Джунгарский алатау, Тянь-шань, Памиро-Алай, Гималаи, южный Тибет) и Китая (горы Алашань и в провинциях Ганьсу и в Сечуане), последний отдален от нашего реликтового островного местообитания *Caragana jubata* на севере Якутии более чем на полторы тысячи километров.

Ближайшие местонахождения *Caragana jubata* по литературным и гербарным материалам находятся недалеко от юго-западной границы Якутской Автономной ССР в Витимо-Патомском нагорье в долинах рр. Хомолхо, Кумах-алах и Калар, т. е. в верхних притоках р. Чары (бассейна р. Олекмы и р. Витима). Карагана гривистая была в свое время собрана здесь Кирилловым, Поляковым и Майделем еще в конце прошлого века (Глен, Прейн). Несколько далее к югу в Баргузинской тайге она становится уже обычным растением в субальпийском поясе гор.

В систематическом отношении интересующий нас вид *Caragana* относится к олиготипной секции *Jubatae* Kom., которая содержит помимо *Caragana jubata* Poir. еще два вида из центрально-азиатских гор: *Caragana tangutica* Max. и *Caragana hoplites* Dunn, а в самое последнее время сюда прибавился еще один вид из среднеазиатских гор, недавно описанный Поярковой, именно *Caragana laetevirens* Pojark. (Памиро-Алай). *Caragana jubata* в несвойственной ей обстановке, в условиях севера Якутии, невольно поражает исследователя своим своеобразным ксерофитным габитусом: эластичными прутьевидными стеблями с беловолосистым опушением, густо покрытыми листьями, крупными колючками и розовыми цветами. Вид этот образует обычно заросли, которые от небольшого ветра приходят в длительное движение, которое продолжается довольно долго и после окончания движения воздуха. Эластичные, пружинистые стебли *Caragana*, раз пришедши в колебание, потом долго не могут притти в состояние покоя.

Экология *Caragana jubata* Poir. не достаточно ясна, в особенности это касается некоторых отрезков его ареала и в частности нашего района.

Как и следовало ожидать, на севере Якутии эта *Caragana* по нашим данным произрастает в особых специфических для нее условиях, именно на карбонатных субстратах. Невольно бросается в глаза тот факт, что почти все известные нам до сих пор местонахождения вида в низовье р. Лены отмечены для хребта Туора-сись, в основном сложенном известняками и карбонатными песчаниками. Часть местонахождений находится также по известняковым скалам левого берега р. Лены. В нашем понимании хребет Туора-сись (что в переводе с якутского обозначает «поперечный

хребет») начинается в верховьях рр. Согу и Хотогу-Чубукулах и имеет простирание с юго-вост. на сев.-зап., т. е. является непосредственным продолжением Хараулаха и самым северным его отрогом. В основном кряж Туора-сись подходит к берегу р. Лены около устья р. Чубукулаха севернее райцентра Кюсюр около 71° с. ш., откуда сплошной стеной тянется до р. Кюндей. К востоку он также резко обрывается в долину последней. Рельеф его напоминает высокие столовые горы и только местами принимает более острые альпийские формы. Он отличается дикостью и неприступностью, путь через него исключительно труден. Наиболее высокая часть хребта, имеющая форму плоской вершины, напоминающей крымский Чатыр-даг, возвышается на 1000 м над ур. м. Растительность этого района отличается исключительной бедностью. Узкие полоски лиственничных лесов заходят в эту горную страну небольшими языками в низовьях правых и левых притоков р. Лены. Вся же территория совершенно безлесна и покрыта каменисто-щебнистыми тундрами с обедненным лишайниковым покровом. Наиболее обычные виды — кормовые лишайники из группы *Cladonia* и *Cetraria*, видимо плохо переносящие щелочность грунтов, встречаются здесь в небольшом количестве. Многие вершины совершенно лишены даже лишайниковой растительности, и нередко бедному путешественнику, попавшему в эти места, приходится долго искать подходящей долинки для прокормки своего немногочисленного стада транспортных оленей.

В подобных условиях *Caragana jubata* Poir. встречена нами в трех пунктах на территории Булунского оленесовхоза.

Во всех этих случаях мы обнаружили интересующий нас вид *Caragana* лишь в долинах речек, впадающих в р. Лену и стекающих с гор Туора-сись. Этот вид растет здесь по крутым склонам долин, покрытых лиственничным редколесьем и кустарниковыми зарослями. Для примера привожу описание пробной площадки с *Caragana jubata*, сделанное нами на территории Булунского оленесовхоза.

Описание № 45. 12 VII 1938 г. Долина р. Ухты, в 12 км от ее устья (правый приток р. Лены). Булунский р-н Якутской АССР.

Открытый юго-зап. склон горы, круто спускающийся к долине реки (крутизна 25°). Поверхность склона слегка волнистая. Почвенный покров слабо выражен, дресвяно-щебнистый. Материнская порода — серый известняк; на поверхности склона много щебня и отдельные выходы камня.

Растительный покров неравномерный. По вогнутым элементам склона редкие низкорослые лиственницы, которые на каменистых местах дают стелящие сланцевые формы с ассиметричной кроной, а также экземпляры кустарниковой ольхи (*Alnus fruticosa* Rupr.) и ивы (*Salix phylicifolia* L.). *Caragana jubata* Poir. образуют густые непроходимые заросли в виде отдельных куртинок неправильной формы по вогнутым элементам рельефа.

Кустарничковый ярус представлен: *Dryas punctata* L. cop.$_1$ душистым рододендроном (*Rhododendron fragrans* Don.) sp.-sol., *Cassiope tetragona* Don. sp. и редкими ползучими кустиками *Salix berberifolia* R. Br.

Столь обычные психрофильно-бореальные кустарнички вроде голубики, брусники, шикши и других здесь отсутствуют, что видимо находится в связи с химизмом грунта.

Там, где поверхность почвы задернована, очень много мелких желтовато-зеленых дернинок *Carex rupestris* All. cop.$_2$ gr. В состав травянистого яруса входят еще следующие виды: *Carex misandra* sol., *Cobresia Bellardi* Dey. sp.-sol., *Luzula nivalis* L. sol., *Papaver radicatum* L. un., *Thalictrum alpinum* L. sol., *Poa* sp. sol., *Tofieldia nutans* Willd. sol., *Polygonum Laxmanni* Lepech. sp.-sol., *Oxytropis sordida* Bge. sol., *Pedicularis verticillata* sp.-sol., *Minuartia rubella* Gr. sp.-sol., *Equisetum scirpoides* sol., *Hedysarum alpinum* L. (s. l.) un.

На каменистых обнажениях нами отмечены: *Woodsia alpina* Gray, *Saxifraga oppositifolia* L., а недалеко от описанного участка еще *Gypsophila Sambukii* Schischk.[1]

Мохово-лишайниковый покров неравномерный: *Polytrichum strictum*, *Dicranum* sp., *Hypnum* sp. и лишайники *Cetraria islandica* (s. l.) Ach., *Cetraria nivalis* Ach., *Alectoria ochroleuca* Ach., *Cladonia mitis* Wain., *Cetraria Tilesii* Ach. Примерно в тех же местах нами отмечена *Caragana jubata* Poir. в долине рр. Сахтана и Нелигер.

Таким образом *Caragana jubata* на северных отрогах Верхоянского хребта (Хараулахских горах у устья р. Лены) встречается, повидимому, лишь на карбонатных субстратах, по склонам гор, обращенных к долине р. Лены. Ее местообитания приурочены к верхнему поясу лесной растительности, а в зоне тундр недалеко отстоят от северной границы распространения древесной растительности, т. е. до 72° с. ш., где занимают небольшие высоты над уровнем моря (около 100 м над ур. м.).

Еще в 1926 г. акад. В. Л. Комаров в своей работе «Введение в изучение растительности Якутии» обратил внимание на тот большой интерес, который представляет этот вид для выяснения истории происхождения растительности и флоры Якутии.

---

[1] Небезинтересно отметить, что примерно в тех же местах, т. е. в низовьях р. Лены, где произрастает *Caragana jubata* Poir., найдены еще следующие интересные виды растений: *Artemisia Trinii* Bess., *Crepis nana* L., *Cryptogramma Stelleri* Prantl и др.

«На самом севере, — говорит В. Л. Комаров, — найдены уже три вида: *Caragana jubata* Poir., *Rhododendron fragrans* Don. и *Crepis nana* L., общие нашей флоре с Гималаями и позволяющие надеяться на новые замечательные находки, которые прольют свет на историю Якутской растительности и свяжут ее с теми центрами, откуда она произошла».

Поэтому, нужно думать, не случайным является факт совместного обитания в этих горно-тундровых районах *Caragana jubata* Poir. с горным бараном *Ovis nivicola* Eschol. и с сурком *Marmota camtschatica* Pall., имеющими также генетические связи с высокими нагорьями Центральной Азии (Надсон, Бобринский).

В других частях своего ареала поведение *Caragana jubata* Poir. довольно резко отличается от того, что мы уже видели. Более подробные сведения об экологии карагана сообщает нам М. И. Назаров. По данным этого исследователя, в горах Забайкалья и в Восточно-Саянских растение это чаще всего встречается в лиственничных лесах со сплошным ягельным покровом, у верхней границы леса. Этот тип леса занимает склоны гор северной или западной экспозиции и особенно на высоких ледниковых террасах, с близкой мерзлотой. В напочвенном ярусе, как было уже указано выше, преобладают лишайники — виды *Cladonia* и *Cetraria*, образующие сплошной покров до 10 см толщины. К этим видам лишайников примешиваются и чисто гольцовые формы вроде *Thamnolia vermicularis, Dufourea arctica* или другие. Из кустарников присутствуют обильно *Caragana,* далее ерниковые березки, *Lonicera edulis, Salix,* спиреи, смородина, кустарниковая ольха и *Rhododendron parvifolium.* Из кустарничков — клюква, княженика, брусника и *Empetrum.* Травянистый ярус весьма разреженный и слагается из форм лесных, болотных и арктоальпийских, как, например: *Stipa mongolica* Turcz., *Agropyrum Turczaninowii* Drob., *Cobresia filifolia* Turcz., *Carex alpina* Sw., *Carex tristis* и многие другие.

Местами к лиственнице примешиваются сибирский кедр, который еще выше образует нередко сплошные насаждения, но в чистых кедровниках, как правило, *Caragana jubata* не растет.

По мере передвижения на юго-запад, по направлению к среднеазиатским горам, альпийская зона перемещается все выше и выше в горы. В Терском Алатау хвойные леса из ели начинают появляться с высоты 1300 м над ур. м., а выше 2500 м — альпийские луга. В центральном Тянь-шане граница альпийского пояса еще выше и достигает 3000 м. Помимо этого резко меняется состав растительности лесного и альпийского поясов. С востока на запад происходит постепенная смена кедрово-лиственничных лесов на еловые, а еще далее на арчевники, причем особенно большую роль в высокогорных поясах среднеазиатских гор приобретают степные группировки. По данным Р. И. Аболина, Р. А. Еленевского и других исследователей, для субальпийского пояса Тянь-шаня особенно характерным являются густые и колючие труднопроходимые заросли *Caragana jubata* Poir. в арчевом поясе. Местообитания ее здесь весьма разнообразны, чаще всего этот вид растет совместно с различными субальпийскими видами арчи (*Juniperus*). Травянистый ярус крайне неоднороден и меняется в зависимости от грунтов, микроклимата и других экологических факторов. Обычно последний представляет пеструю смесь из луговых, степных, альпийских и полупустынных видов. Из ковылей здесь встречается не только *Stipa mongolica* Turcz., *Stipa orientalis* Trin., но даже *Stipa caucasica* Schmalh., — характерный представитель предгорных степей.

Описанный в последнее время новый вид *Caragana* из Памиро-Алая *Caragana laetevirens* Pojark., возможно, является лишь сильно ксерофитизированной формой (экотипом) *Caragana* jubata Poir., произрастающей в лесном поясе с ксерофитной растительностью.

К сожалению, остается еще не совсем ясным вопрос об экологии нашего растения в южном секторе своего ареала: в Гималае, Тибете и центральном Китае, где *Caragana jubata* Poir. также весьма высоко поднимается в горы до 4000 м над ур. м.

По Уорду (Ward, 1935), этот вид характерен для субальпийского пояса южного Тибета (восточнее г. Лхассы) с количеством годовых осадков около 300 мм, в окружении зарослей арчи *Juniperus incurva, Ulmus pumila,* облепихи, барбариса, *Sophora Moorcroftiana, Potentilla fruticosa,* а также травянистой альпийской флоры с элементами полупустынной растительности.

Возвращаясь к проблеме происхождения вида и времени его инвазии на север Якутии, нельзя не согласиться по этому поводу с мнением В. Л. Комарова (1909) о том, что этот вид караганы возник, вероятно, в Саянах из мезофитных форм, мигрировавших сюда из Восточной Азии.

Группа серийных видов *Jubata* Kom., повидимому, имеет близкое родство с секцией *Tragacanthoides* Pojark., связанных между собою общностью происхождения из мезофильных форм серии *Altaganae.*

Вид *Caragana jubata* Poir., по нашему мнению, стал формироваться во второй половине третичного периода, на территории древнего ангарского материка, под двойственным воздействием сперва резко усилившейся сухости воздуха, а в дальнейшем и низких температур ледникового периода.

Этим обстоятельством можно, пожалуй, объяснить двойственный характер, проявленный в экологии нашего вида, т. е. способность его одновременно переносить не только большую сухость климата, но и крайне суровые температурные условия нашего севера. Центром происхождения вида, нужно думать, является Алтайско-Саянское Хангайское горное сооружение, откуда вновь возникший вид смог мигрировать на северо-восток, по древним хребтам северо-восточной Азии, вплоть до берегов Северного и Тихого океанов (устье р. Лены, Аян).

Массовое расселение *Caragana jubata* Poir. на территории Якутии, повидимому, было связано со временем широкого развития пустынно-альпийских ландшафтов в первой половине квартера накануне максимального оледенения. Эта так называемая «тибетская» или «памирская» фаза в развитии растительности северо-восточной Азии намечается на основании не только многочисленных биогеографических фактов, но и споро-пыльцевого анализа грунтов и ископаемых льдов центральной Якутии.

Время это характерно установлением резко континентального сухого и холодного климата с господством антициклонов, способствовавшего формированию вечной мерзлоты и первой фазы накопления фирновых льдов на отрицательных элементах рельефа.

В период «тибетской» фазы, по данным акад. Насонова, шло расселение горных баранов по горным хребтам Азии, которые через Берингов перешеек, существовавший в то время, проникли в Америку. Вместе с видами баранов мигрировали на северо-восток суслик и сурок (Насонов, 1923). [1]

Внимательный просмотр якутской флоры показывает, что имеется целый ряд форм как, например, *Artemisia lagopus* Fisch. (s. l.), *Stellaria petraea* (s. l.), *Gypsophila Sambuki* Schischk., *Potentilla elegans* Schlecht., *Ptilagrostis mongolica* Turcz. и других, имеющих аналогичную историю развития.

После окончания ледникового периода в результате многочисленных смещений и перемещений растительных поясов и зон произошли деформация ареалов и распадение их на отдельные географические изолированные островные местообитания.

Подробный анализ ареалов подобных видов живых ископаемых местной флоры позволит вскрыть основные закономерности развития флоры Якутии с древнейших времен.

Литература

Аболин Р. И. (1930). От пустынных степей Прибалхашья до снежных вершин Хантегри. — Бобринский А. Н. (1937). Обзор евразиатских сурков в Сборн. пам. проф. Мензбира. — Еленевский Р. А. (1938). Динамика ландшафтных смен от Алтая к Тянь-шаню. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биологии, *X*, VII (*3*), стр. 233. — Комаров В. Л. (1905). Поездка в Тункинский край и на оз. Косогол в 1902 г. Изв. имп. Р. геогр. общ. — Комаров В. Л. (1909). Монография рода *Caragana*. Тр. СПб. бот. сада, *XXIX*. — Комаров В. Л. (1926). Введение в изучение растительности Якутии. Изд. АН СССР. — Назаров М. И. (1934). Основные типы растительности Бурято-Монгольской АССР и их кормовое значение. Бот. журн. СССР, *19*, № 1. — Назаров М. И. (1935). Очерк растительности Оконского края в Восточном Саяне. Изв. Гос. Геогр. общ., *67*, вып. 1. — Насонов Н. В. (1923). Географическое распространение диких баранов Старого Света. — Прейн Я. (1892). Список растений, собранных Кирилловым в 1891 г. в Олекминско-Витимской горной стране. Изв. Вост.-сиб. отд. русск. геогр. общ., *XXII*, № 2. — Регель Э. (1861). *Caragana jubata* (Pall.) Poir. (стр. 392, табл. 57). Вестн. Росс. общ. садоводства. СПб. — Сельский И. С. (1863). Флора Даурии. Журн. садоводства, III, вып. 5—6. — Советкина М. М. (1930). Растительность юго-западной части Центр. Тянь-шаня. — Федченко Б. А. (1915). Растительность Туркестана. — Флора СССР. 1945, XI. — Glehn, P. (1879). Verzeichnis der im Witim-Olekma Lande von Herrn Poljakow und G. Maydell gesammelten Pflanzen. Acta Horti Petr. *IV*. — Ward, K. F. (1935). Sketch of the Geography and Botany of Tibet, being Material for a Flora of that Country.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии Наук СССР
Ленинград

Получено 14 апреля 1947

В. В. Иванов

ИЗ МАТЕРИАЛОВ К ФЛОРЕ ЮГО-ВОСТОКА

С 2 картами

Началом ботанического исследования юго-востока, по Федченко и Ларину (1926), надо считать работу односельчанина Ломоносова — П. И. Рычкова, давшего в 1762 г. очерк природы земель Уральского казачьего войска, не потерявший своего значения

[1] Ископаемые остатки видов горных баранов (*Ovis*), найденные во многих пунктах Сибири, подтверждают факт их бывшего сплошного распространения в плейстоцене.

и сейчас. С тех пор обширные пространства, лежащие между Волгой и Мугоджарами, не раз были объектами изучения многочисленных путешественников и экспедиций, особо частых в послеоктябрьские годы. Проводимые по определенным маршрутам и в сжатые сроки эти наблюдения, естественно, не охватывали всей флоры области, оставляя широкие возможности для различных флористических находок впоследствии. Напечатанные в зачастую малоизвестных, провинциальных изданиях, результаты исследований нередко оставались неизвестными широким кругам флористов, что повлекло за собой наличие ряда пропусков и неточностей в таких капитальных трудах, как «Флора Юго-востока», издававшаяся с 1927 по 1936 г. и «Флора СССР», вышедшая пока в количестве 12 томов. Особый интерес представляют находки в современных полупустынях Прикаспия ряда мезофильных видов, позволяющие не только уточнить ареалы отдельных видов, но, может быть, поиному, чем это общепринято, объясняющие сравнительно недавнее прошлое растительного покрова юго-восточных районов нашей страны.

Одной из наиболее любопытных находок следует считать обнаруженный Русановым в урочище Джаксы-уркач, лежащем вблизи верховья р. Илек (Иванова и Роде, 1934) сфагнум — *Sphagnum* sp. Очевидно, это его местонахождение является одним из самых южных. Здесь же обнаружена росянка — *Drosera rotundifolia* L., ближайшие находки которой указываются О. А. Энден (Фл. Юго-востока, V) для окрестностей Ульяновска и Уфы.

Включая в 1927 г. во флору Юго-востока *Dryopteris thelipteris* (L.) A. Gray, Б. А. Федченко (Фл. Юго-востока, I) указывал на сомнительность указания Борщова о произрастании его в районе Сакмары и Урала. Теперь же, после находки этого щитовника Шиманюком (1941) значительно южнее, в леске Кара-агач, сомневаться в правильности данных Борщова нет никаких оснований.

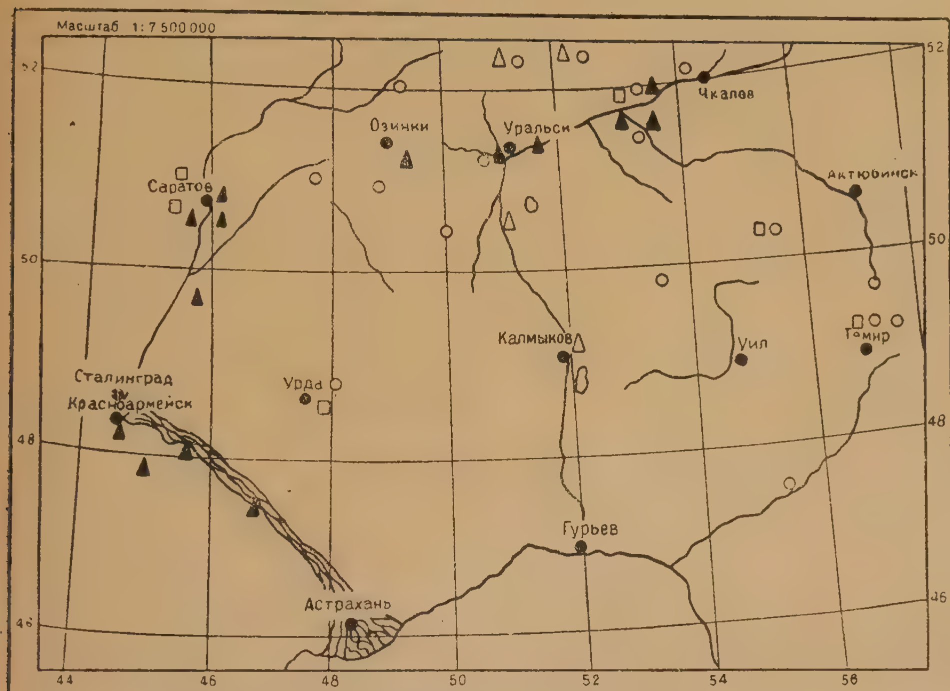
До настоящего времени остается неуточненной южная граница дуба — *Quercus pedunculata* Ehrh. Борисова (Фл. Юго-востока, IV), следуя указаниям Седельникова и Бородина (1903), сообщает, что в пойме Урала дуб доходит до пос. Горячкинского (140 км южнее Уральска), но почти в те же годы Ларин (1930) отметил, что ныне дуб не встречается ниже пос. Рубежинского (60 км выше Уральска). Оба указания нуждаются в исправлениях. Если в середине прошлого века дуб встречался еще около Калмыкова, то теперь самый южный участок дубовых лесов сохранился вблизи пос. Гнилой (30 км северо-восточнее Уральска). Раньше область распространения этой породы была значительно большей. Об этом писали Паллас, Борщов, Карелин и др., и еще в 1927—1929 гг. сохранялась небольшая дубовая роща в неглубокой балке южнее ст. Озинки РУЖД. Отдельные же экземпляры дуба сохранились в окрестностях г. Уральска по р. Крутой, вблизи с.-х. опытной станции и ряде других мест.

По всей вероятности, в обширных лесах, покрывавших Общий Сырт в начале XIX в., можно было встретить различные формы этого вида и в их числе f. *brevipes* Beck., принятую, очевидно, Карелиным (1874) и Бородиным (1903) за *Q. sessiliflora* Salisb. Ошибочно указание Малеева (Фл. СССР, V), что раса зимнего дуба (var. *tardiflora* Czern.) встречается только в западных районах, так как нами она неоднократно встречена в пойме Урала наравне с более частой ранней расой (var. *praecox* Czern.).

Самого внимательного изучения заслуживают приводимые Фальком и Карелиным сведения о былой встречаемости в бассейне р. Урал граба — *Carpinus betulus* L. Бобров (Фл. СССР, I) совсем не приводит его для рассматриваемой области, устанавливая в качестве наиболее восточных районов граба Дагестан и район р. Миус. Кузенева (Фл. Юго-востока, IV) указания Фалька о произрастании граба в нижнем течении Урала считает ошибочными. В то же время такой авторитет, как Карелин, писал в 1874 г. «Граб или грабина (*Carpinus betulus*) рос прежде по западной границе (земель Уральского казачьего войска. — *В. И.*), но истреблен киргизами. Как свидетели прошлого, остались в дельте р. Урала, на берегу поперечного прорана Курилкина, два порядочные дерева. К сожалению, гербарии Г. С. Карелина, хранившиеся в Ботаническом музее АН, до сих пор не обработаны, и его указания поэтому не используются флористами. Может быть поэтому не включается во флору области и ольха — *Alnus incana* L., указываемая Кузеневой (Фл., Юго-востока, IV) для Оренбургского у. и Комаровым В. Л. (Фл. СССР, V) для районов Урала не южнее 52°. Находки ее Ковалевским и Гернгроссом (1840) в Мугоджарах и верховьях Илека не упоминаются так же, как данные Карелина и Бородина (1903), говорящие о распространении *Alnus incana* L., в сыртовых лесах, вместе с более обычной клейкой ольхой — *A. glutinosa* Gaertn. Обрабатывая березы для флоры Юго-востока и флоры СССР, О. И. Кузенева (Фл. СССР, V; Фл. Юго-востока, IV) указала *Betula verrucosa* Ehrh. только для Оренбургского и Илецкого у., отметив, правда, ее находку в Мугоджарах, но совершенно исключая ее из флоры западной части области. Другой вид — *Betula pubescens* Ehrh. приводится лишь для Ханской ставки и песков Джаскус. Для обоих видов имеется значительно большее количество пунктов, в которых они встречены. Первый известен из Темирского лесничества (1894), района Ср. Эмбы (1910), леска Кара-агач (1941), Нарынских песков

(1908), урочища Буланы (1916) и ряда других мест; второй — часто не только в районе Урды, но и значительно восточнее — в Темирском лесничестве (1894) и леске Кара-агач (1941).

До настоящего времени остается нерешенным вопрос о южной границе яблони *Malus silvestris* Mill. Воронов (Фл. Юго-востока, V) приводит ее для севера области, делая оговорку, что, согласно Краснову, яблоню в южных районах (в частности, в Калмыцких степях) надо считать видом, занесенным человеком. С нашей точки зрения, с этим едва ли можно согласиться. Трудно допустить, чтобы кочевники, населявшие наши южные степи, имели отношение к распространению яблони в тех масштабах, в которых она неоднократно зарегистрирована различными исследователями. Впервые сообщает о ней Паллас (1773—1778), указывающий, что по Узеням имеются леса, состоящие из диких яблонь. Истребленные скотом, эти заросли позже, естественно, могли сохраниться только в виде отдельных экземпляров в труднодоступных для животных местах. Именно эту мысль высказывает Карелин (1874), а более поздние находки подтверждают ее. Так, Уваровым (1910) яблоня отмечена в провалах у оз. Индер. Эта находка подтверждена нашим посещением этих мест в 1928 г. Для Урдинских песков яблоню приводит Якубов (1935), а для урочища Кара-агач — Шиманюк (1941). В северной части области, по сыртам, яблони были довольно обычны (Ларин и Тихомирова, 1927). Из отдельных местонахождений ее следует отметить Меловые горы вблизи Уральска (Бородин В. Н., 1915; Колмаков, 1935), овраг «Глубокий» и балку «Пеньковую» и Шиповские горы.



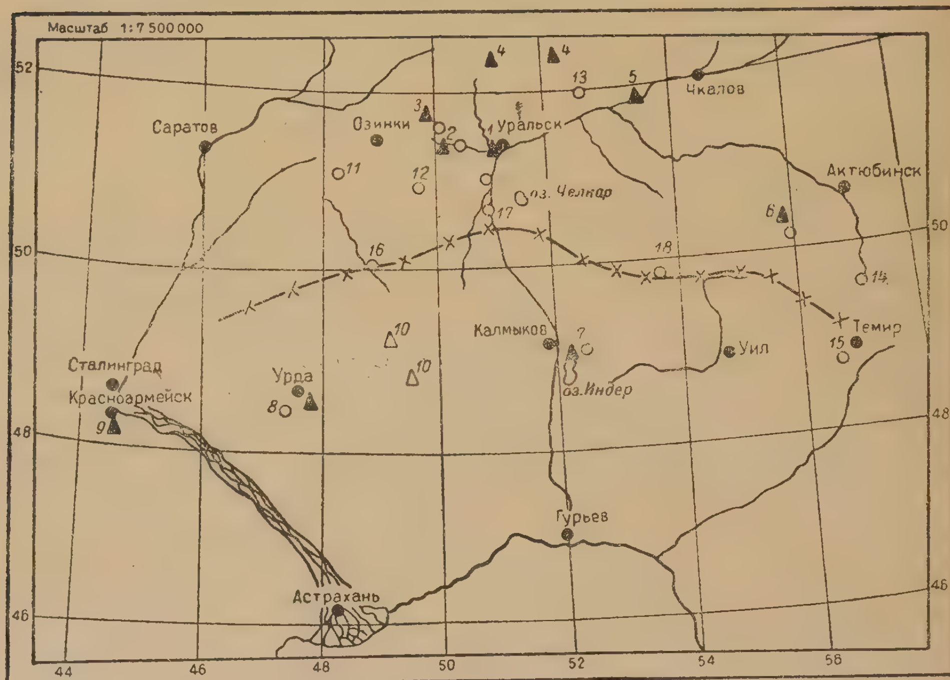
▲ — современные местонахождения *Quercus pedunculata*
△ — местонахождения дуба в середине XIX в.
○ — „ „ „ *Betula verrucosa*
□ — „ „ „ *Betula pubescens*

Все эти факты не оставляют никаких сомнений в распространенности яблони на Юго-востоке и вызывают необходимость внесения соответствующих дополнений в работу Юзепчука (Фл. СССР, IX), совершенно не указывающего для яблони район Н. Волги.

Значительно меньше распространение в области груши — *Pyrus communis* L. [Малеев (Фл. СССР, IX); Воронов (Фл. Юго-востока, V)]. Наиболее южным ее местонахождением являются Меловые горы, в одной из балок которых она была обнаружена Колмаковым (1935). Нами она встречена также на горе Ичка и в балке Тарновенькой (Шиповского р-на). Почти целиком уничтожена (очевидно, еще в прошлом столетии) рябина *Sorbus aucuparia* L., но совершенно вычеркивать ее из флоры области, как это делают Воронов (Фл. Юго-востока, V) и Комаров (Фл. СССР, IX) все же нельзя, так как одиночные экземпляры ее встречаются в сырто-

вых колках севера области (Карелин, 1874; Ларин и Тихомирова, 1927). Нет достаточных оснований для исключения из пределов Н. Волги и черемухи (*Padus racemosa* Lam.), как это делается во Фл. СССР, IX.

Правда, Воронов (Фл. Юго-востока, V) приводит ее для Уральского и Илецкого у., но без более точных указаний. Помимо сыртовой части (Михеев, 1916; Ларин, 1930) черемуха найдена Никитиным в овраге «Глубокий» Каменского р-на и нами на южных склонах горы Глазистой того же района. Значительно южнее, чем это обычно принято считать, проникает шиповник *Rosa cinnamomea* L. Юзепчук во Флоре Юго-востока (Фл. Юго-востока, V) совершенно справедливо охарактеризовал этот вид, как наиболее частый из роз Юго-востока, но в более поздней обработке рода для Флоры СССР (Фл. СССР, X); он же почему-то счел нужным привести упомянутый вид для Нижней Волги под знаком вопроса, несмотря на многочисленные находки ряда авторов. Не останавливаясь подробно на местонахо-



▲ — современные местонахождения яблони
△ — находки яблони в прошлом, теперь уничтоженные
○ — пункты находок шиповника
—x—x — южная граница широкого распространения шиповника

ждениях шиповника коричного в северной части области (Борщов, 1865; Михеев, 1916; Ларин и Тихомиров, 1927; Шиманюк, 1941), приведу в качестве наиболее южных пунктов его распространения Урдинские пески (Савич, 1908; Якубов, 1935), окрестности Темира (Рожанец, 1926) и северные берега оз. Индер, на которых он зарегистрирован впервые Уваровым (1910), а позже найден и нами.

Не менее далеко к югу проникает также боярышник, представленный двумя видами: *Crataegus sanguinea* Pall. и *Cr. ambigua* C. A. M. (Фл. Юго-востока, V). Первый встречается на Меловых горах вблизи Уральска (1906, 1935), а второй, ошибочно названный рядом авторов *Cr. oxyacantha* L., как это справедливо указывают Воронов и Пояркова (Фл. СССР, IX), известен из Нарынских песков (Савич, 1906), района Ср. Эмбы (Иванов, 1910) и урочища Джаксы-уркач (Иванова, 1934), образующими его южную границу. Очевидно, по недосмотру, из флоры области была исключена земляника — *Fragaria vesca* L., указываемая Лозина-Лозинской лишь для Оренбурга — Бузулука (Фл. Юго-востока, V), а Юзепчуком (Фл. СССР, X) вообще вычеркнутая из района Н. Волги. Земляника в изобилии встречается по балкам в районе Шиповских гор (Колмаков, 1935), на Меловых горах, нередко в притеррасной пойме Урала, и самой южной ее находкой следует считать склоны притока Ори — р. Чийли (Иванова, 1934).

Значительно более редким растением является костяника *Rubus saxatilis* L., приведенная Юзепчуком (Фл. Юго-востока, V) для окрестностей Оренбурга, но

позже вычеркнутая им вообще из района Н. Волги (Фл. СССР, X). Не останавливаясь на старых ее указаниях (Бородин, 1915; Карелин, 1874), приведу лишь недавнюю находку костяники Шиманюком (1941) в леске Кара-агач. Там же встречена и калина *Viburnum opulus* L., ранее указываемая Кнорринг (Фл. Юго-востока, VI) лишь для широты Оренбурга, несмотря на упоминания Карелина, Штромберга (1894) и Савича.

Одновременно в этом же урочище была найдена грушанка *Pirola rotundifolia* L., ближайшим местонахождением которой до сих пор считался Бузулукский бор (Некрасова, Фл. Юго-востока, VI), в 250 км севернее урочища Кара-агач.

Целый ряд мезофитов встречается в одном из интереснейших районов Западного Казахстана — в окрестностях Шиповских гор, являющихся крайними юго-западными отрогами Общего Сырта. Здесь, преимущественно на выходах меловых и кремнистых пород, обычна хохлатка *Corydalis solida* Sw. (Колмаков, 1935), для которой Бобровым (Фл. Юго-востока, V) были названы лишь Саратов и Оренбург, на основании чего Поповым (Фл. СССР, VII) она была включена в район Н. Волги, но без более точных указаний. Требуется добавить, что самым южным местонахождением этого вида является гора Большая Ичка (в 14 км севернее станции Шипово Р.-У. ж. д.). То же самое надо сказать о сон-траве — *Pulsatilla patens* (L.) Mill. (Колмаков, 1935), приведенной, правда, Шипчинским (Фл. Юго-востока, IV) со ссылкой на Карелина для Уральска (в окрестностях которого ее нет), но позже совсем исключенной Юзепчуком (Фл. СССР, VII), из флоры Н. Волги. Здесь же проходит южная граница чистяка *Ficaria verna* Huds. и пиона *Paeonia tenuifolia* L. Первый, характерный по Овчинникову (Фл. СССР, VII) для лугово-лесной зоны, известен по работам Бородина (1915), Колмакова (1935), Ростовцева (1905) и включен во флору области Шипчинским (Фл. Юго-востока, IV); второй, тем же автором (Фл. Юго-востока, IV; Фл. СССР, VII), указанный для Н. Волги, встречается лишь в северной, сыртовой части Зап. Казахстана, нигде не переходя к югу 51-ю параллель.

До последнего времени оставался неясным вопрос о наличии во флоре Западного Казахстана дерезы *Lycium ruthenicum* Murr. Некрасова (Фл. Юго-востока; VI), на основании сведений Борщова и Янишевского, указала дерезу для низовьев Урала. Правда, еще Шмальгаузен (1897) указывал ее для самого Уральска, но позже Ларин (1927) счел эту находку ошибочной. В 1938 г. С. Г. Колмаков обнаружил дерезу на лугах Уральской опытной станции, а в 1939 г. она была найдена и нами вдоль ж.-д. полотна у р. Чаган.

Карелиным (1874) для земель б. Уральского казачьего войска приводился также кизил *Cornus sanguinea* L., известный по Некрасовой (Фл. Юго-востока, V) из окрестностей Красноармейска, но в настоящее время кизила в Западном Казахстане нет. Весьма вероятно, что его постигла та же участь, что и граба, о котором говорилось выше.

В числе доказательств былого распространения кизила может быть следует упомянуть то, что его название часто встречается в старых казачьих песнях уральских казаков. Очевидно, во флору области придется включить и такие чужеземные виды как *Acer negundo* L. и *Fraxinus americana* L. Разводимые еще в конце прошлого столетия в садах области, оба эти вида очень быстро начали размножаться самосевом и сейчас уже не представляют собой редкости на лугах окрестностей Уральска (Верушкин, 1930; Колмаков, 1935).

В заключение нужно подчеркнуть, что все перечисленные выше флористические находки, с нашей точки зрения, говорят о более широком распространении лесных ассоциаций в наших современных полупустынях в сравнительно недавнее время.

Литература

Бородин В. Н. (1915). Флора окрестностей Уральска. Изв. СПб. бот. сада, № 2. — Борщов И. Г. (1865). Материалы для ботанической географии Арало-Каспийского края. Зап. АН. — Верушкин С. М. (1930). Список растений, вновь установленных в окрестностях Уральска. Урало-Прикасп. степь, № 4. — Иванова Е. Н. и А. А. Роде. (1934). Почвы Мугоджарских гор и прилегающих равнин. — Карелин Г. С. (1874). Разбор статьи А. Рябинина „Естественные произведения земель Уральского Казачьего войска". Тр. СПб. общ. естеств. — Колмаков С. Г. (1935). Материалы по флоре Зап. Казахстана. — Кучеровская-Рожанец Е. Е. и М. М. Рожанец (1926). Почвенно-ботанические условия участка Кумсай и прилегающих мест. Тр. Общ. изуч. Казахст., VII, вып. 1. — Ларин И. В. и Т. Ф. Тихомирова. (1927). Почвы, растительность и их хозяйственное значение участка Уральской с.-х. оп. ст. — Михеев А. (1916). В полынных равнинах и разливах Приуралья. — Паллас П. С. (1773, 1778). Путешествие по разным провинциям Российской империи, ч. I, ч. II—III. — Ростовцев С. И. (1905). Список растений, дикорастущих в Уральской губ. Изв. Моск. с.-х. инст., № 1, кн. 4. — Савич В. М. (1908). В Прикаспийских степях и пустынях Зауралья. Тр. СПб. бот. сада, *XXIII*. — Савич В. М. (1906). О растительности ближайших к городу Уральску меловых обнажений Уральской губернии. Тр. Общ

испыт. прир. при Харьк. унив. — Седельников А. Н. и Н. А. Бородин. (1910). Киргизский край. Россия, *XVIII*, 1903. — Уваров Ю. П. Индер. Русск. бот. журн., № 4—6. — Falk J. P. (1786). Beiträge zur topographischen Kenntniss des Russischen Reichs. Акад. Наук. — Федченко Б. А. и И. В. Ларин. (1926). Растительность Уральской губ. Тр. Общ. изуч. Казахст., *VII*. — Флора СССР, т. I. — Флора СССР, т. V. — Флора СССР, т. VII. — Флора СССР, т. VIII. — Флора СССР, т. IX. — Флора СССР, т. X. — Флора Юго-востока, т. I. — Флора Юго-востока, т. IV. — Флора Юго-востока, т. V. — Флора Юго-востока, т. VI. — Шиманюк А. (1941). Лесной остров в зоне каштановых степей Зап. Казахстана. Прир. и соц. хоз. — Шмальгаузен И. (1897). Флора Ср. и Южной России, I—II. — Штромберг И. (1894). Лесные оазисы, поросшие лесом пески, лесоразведение и орошение в степях Ур. губ. Лесн. журн., № 1. — Якубов Т. (1935). Пески Урдинского района Зап. Казахстана. Раб. пуст. секц. Почв. инст. АН.

Уральский педагогический институт

Получено 22 VIII 1946

Г. Н. Новиков

ВОДНЫЙ БАЛАНС НЕКОТОРЫХ ПУСТЫННЫХ РАСТЕНИЙ

В 1936 г. Академией Наук СССР была организована Центрально-Казахстанская комплексная экспедиция, в состав которой был включен Ботанический отряд, руководимый Е. М. Лавренко. Основная задача Ботанического отряда состояла в геоботаническом изучении и составлении карты растительности северной половины Карсакпайского района и трассы строившейся в то время железной дороги Нельды — Джезказган.

Наряду с указанными исследованиями, мною попутно производилось изучение водного баланса различных экологических типов растений. Результаты этой работы излагаются в настоящей статье.

Изучение водного баланса растений Карсакпайского района представляет большой интерес в связи с крайней засушливостью этого района (1937).

Производилось изучение водного баланса следующих растений: *Spiraea hypericifolia* L. (таволга), *Kochia prostrata* (L.) Schrad. (кохия, изень), *Artemisia sublessingiana* Keller (полынь), *Anabasis truncata* (Schrenk) Bge (анабазис), *Atriplex cana* C. A. M. (кокпек) и *Statice suffruticosa* L. (кермек). Все указанные растения экологически различны.

Spiraea hypericifolia — кустарник высотою 0.5—1 м. Листья длиною 1—2 см, тонкие, обычно голые или реже слегка опушенные. Обычное растение в полупустынях. Произрастает в западинах, саях и других понижениях на темноцветных слабо солонцеватых почвах.

Kochia prostrata — полукустарник, высотою от 10 до 30 см и более. Листья линейной формы, сочные, волосистые. Растение широко распространено в области полупустыни. Произрастает на солонцах и солонцеватых почвах.

Artemisia sublessingiana — полукустарник около 20—30 см высотою, с многократно рассеченными листьями. Произрастает на солонцеватых почвах.

Anabasis truncata — представитель так называемой «афильной» формы пустынных растений. *Anabasis truncata* — полукустарник высотою 5—15 см. Имеет толстый, длинный цилиндрический корень, переходящий на поверхности почвы в плотный, многоголовчатый деревянистый каудекс. Однолетние побеги многочисленные, около 1.5—2 мм в диаметре, сизоватые, голые. Листья неразвитые, в виде широко-треугольных чешуй, около 1—2 мм длиною. Ассимилирующим и транспирирующим органом является стебель.

В Карсакпайском районе *Anabasis truncata* является обычным растением солонцово-щебнистых склонов сопок.

Atriplex cana — полукустарник 20—50 см высотою, сильно ветвистый. Листья довольно сочные, мясистые, густо покрытые серебристо-белыми чешуйками. *Atriplex cana* — одно из характерных растений пустынной и полупустынной зон. Произрастает обычно на почвах, переходных от солончаков к солонцам.

Statice suffruticosa — полукустарник высотою около 15—30 см. Листья маленькие, толстоватые (мясистые). Произрастает на почвах, переходных от солончаков к солонцам.

Суточные колебания содержания воды в ассимилирующих органах растений определялись в различные периоды, а именно в июне, июле и сентябре. В июне определения были сделаны у всех указанных растений. В июле бо́льшая часть листьев *Kochia prostrata* и *Artemisia sublessingiana* пожелтели и частично опали, благодаря чему определения содержания воды в листьях этих растений не производилось.

В сентябре определения сделаны только у двух растений: *Anabasis truncata* и *Atriplex cana*.

Исследования производились по методике, описанной Т. А. Красносельской-Максимовой (1917). В определенные часы суток срезались листья или побеги (у *Anabasis truncata*) и быстро замыкались в стеклянные стаканчики-бюксы. Стаканчики были заранее тарированы. Затем стаканчики вместе с содержимым взвешивались и далее следовала сушка до постоянного веса. Листья и побеги срезались, по возможности, одинаковые по развитию и положению на растении и с более или менее одинаковых экземпляров. Вычисление содержания воды в листьях и побегах произведено в процентах от сырого веса. Одновременно со взятием проб при помощи психрометра Ассмана производилось измерение температуры воздуха по сухому и смоченному термометрам. Полученные данные представлены в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Суточный ход содержания воды в ассимилирующих органах растений в различные периоды вегетации

Названия растений	Орган	23 VI	24 VI			25 VI		
		20 ч.	6 ч.	13 ч.	20 ч.	6 ч.	13 ч.	20 ч.
Spiraea hypericifolia . . .	Листья	49.5	52.9	50.3	50.5	50.8	45.7	49.7
Artemisia sublessingiana .	„	60.0	62.7	54.0	59.2	61.8	57.7	57.9
Kochia prostrata	„	—	56.8	55.3	58.5	59.9	55.0	55.7
Anabasis truncata	Побеги	70.2	70.2	67.3	68.7	72.0	66.3	66.8
Atriplex cana	Листья	75.6	75.7	74.3	74.5	74.6	73.6	72.0
Statice suffruticosa	„	60.8	62.3	60.3	61.3	61.4	60.5	—
Температура воздуха . . .	—	21.5	16.5	26.0	24.0	18.0	29.0	28.5
Психрометрическая разность	—	8.0	5.0	12.0	11.0	7.5	14.0	13.0

Названия растения	Орган	19 VII	20 VII			21 VII		
		20 ч.	6 ч.	13 ч.	20 ч.	6 ч.	13 ч.	20 ч.
Spiraea hypericifolia . . .	Листья	51.3	52.5	49.2	48.7	51.6	48.1	49.8
Anabasis truncata	Побеги	73.5	75.0	68.3	70.6	73.6	67.3	71.8
Statice suffruticosa	Листья	51.6	53.5	51.6	52.1	53.8	51.7	52.3
Температура воздуха . . .		22.5	26.0	34.0	—	—	—	—
Психрометрическая разность		9.0	11.5	17.0	—	—	—	—

Названия растений	Орган	2 IX	3 IX			4 IX		
		20 ч.	6 ч.	13 ч.	18 ч.	6 ч.	13 ч.	18 ч.
Anabasis truncata	Побеги	—	70.9	68.2	69.8	70.5	69.0	71.3
Atriplex cana	Листья	—	69.3	62.2	64.3	70.0	63.4	64.1
Температура воздуха . . .	—	—	—	—	22.5	9.5	22.0	19.0
Психрометрическая разность	—	—	—	—	4.5	4.5	10.5	9.5

Для более полной характеристики водного баланса растений 20 июля была определена интенсивность транспирации у *Spiraea hypericifolia*, *Atriplex cana* и *Anabasis truncata* и вычислена быстрота расходования водного запаса у двух экологически наиболее различных видов растений: *Spiraea hypericifolia* и *Anabasis truncata*.

Для изучения транспирации я пользовался срезанными, под расплавленным парафином, небольшими побегами. Взвешивание производилось при помощи торзионных весов. Экспозиция была установлена для *Spiraea hypericifolia* 2 минуты, для *Anabasis truncata* и *Atriplex cana* 5 минут. Интенсивность транспирации вычислена в граммах в 1 час на 1 г свежего веса.

Полученные данные представлены в табл. 2 и 3.

ТАБЛИЦА 2

Транспирация в г в 1 час на 1 г свежего веса 20 июля 1936 г.

Названия растений	6—7 ч.	10—11 ч.	13—14 ч.	17—18 ч.	20—21 ч.
Spiraea hypericifolia	0.188	0.330	0.660	0.250	0.180
Atriplex cana	0.064	0.160	0.192	0.110	0.058
Anabasis truncata	0.094	0.166	0.220	—	0.080

ТАБЛИЦА 3

Быстрота расходования водного запаса (в %)

Названия растений	6—7 ч.	13—14 ч.	20—21 ч.
Spiraea hypericifolia	35.8	134.1	36.2
Anabasis truncata	12.7	32.2	11.3

Приведенные в табл. 1, 2 и 3 данные показывают, что у всех указанных растений наблюдается закономерный суточный ход транспирации и содержания воды в ассимилирующих органах. В дневные часы, по мере повышения температуры воздуха и уменьшения относительной влажности воздуха, интенсивность транспирации воз-

ТАБЛИЦА 4

Максимальные суточные колебания в содержании воды в ассимилирующих органах растений

Названия растений	Дата опыта	Содержание воды в % от сырого веса: наибольшее за сутки (6 часов)	Содержание воды в % от сырого веса: наименьшее за сутки (13 часов)	Разность
Spiraea hypericifolia	24 VI	52.9	50.3	2.6
	25 VI	50.8	45.7	5.1
	20 VII	52.5	49.2	3.3
	21 VII	51.6	48.1	3.5
Artemisia sublessingiana	24 VI	62.7	54.0	8.7
	25 VI	61.8	57.7	4.1
Kochia prostrata	24 VI	56.8	55.3	1.5
	25 VI	59.9	55.0	4.9
Anabasis truncata	24 VI	70.2	67.3	2.9
	25 VI	72.0	66.3	5.7
	20 VII	75.0	68.3	6.7
	21 VII	73.6	67.3	6.3
	3 IX	70.9	68.2	2.7
	4 IX	70.5	69.0	1.5
Atriplex cana	24 VI	75.7	74.3	1.4
	25 VI	74.6	73.6	1.0
	3 IX	69.3	62.2	7.1
		70.0	63.4	6.6
Statice suffruticosa	24 VI	62.3	60.3	2.0
	25 VI	61.4	60.5	0.9

растает, а содержание воды в листьях и побегах уменьшается. К вечеру интенсивность транспирации уменьшается, а содержание воды в листьях и побегах увеличивается. В течение ночи растения восстанавливают свой водный запас. Указанный суточный ход содержания воды в ассимилирующих органах растений наблюдался как в июне, так в июле и сентябре.

Суточные колебания в содержании воды в ассимилирующих органах всех растений и во все периоды сравнительно невелики. Разность между наибольшим и наименьшим содержанием воды за сутки колеблется в пределах от 1 до 9% (табл. 4).

Интенсивность транспирации и быстрота расходования водного запаса у разных растений различны. *Spiraea hypericifolia* расходует свой водный запас весьма быстро. *Anabasis truncata* расходует воду значительно медленнее, но тем не менее и у *Anabasis truncata* расход воды весьма значителен. Вместе с тем, несмотря на сильную засуху, растения успешно пополняют свой водный запас, так что даже в дневные часы не наблюдается резкого дефицита влажности. Этот факт показывает, что указанные растения приспособились к жизни в крайне засушливых областях не только благодаря способности тем или иным путем ограничивать расход воды, но, и, главным образом, благодаря способности их корневых систем добывать в значительном количестве воду, скудно рассеянную в почвах этих областей.

Литература

Васильев И. М. (1931). Водное хозяйство растений песчаной пустыни Юго-восточные Кара-кумы. Тр. по прикл. бот., 25. — Кокина С. И. (1935). Водный режим и внутренние факторы устойчивости растений песчаной пустыни Кара-кум. Пробл. растениев. освоения пустынь, 4. — Красносельская-Максимова Т. А. (1917). Суточные колебания содержания воды в листьях. Тр. Тбил. бот. сада, 19. — Новиков Г. Н. (1937). Перспективы озеленения Большого Джезказгана. Сов. бот., 5.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии Наук СССР

Получено 16 IV 1940

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

В. Д. Александрова. Учение Клементса о климаксе

Учение Клементса о климаксе и сукцессии, именующее себя «динамической экологией», приобрело известную популярность в мировой науке, поскольку оно определило направление американской фитоценологической школы и оказало влияние на мировую геоботаническую мысль [Тенслей (Tensley), Браун-Бланке (Braun-Blanquet) и др.]. Советские геоботаники и биоценологи, вооруженные передовой методологией диалектического материализма и опираясь на значительные успехи своей науки в СССР, более, чем кто бы то ни было, могут критически освоить теорию климакса и вскрыть ту метафизическую основу, на которой покоится ее внешняя «динамичность».

В частности, справедливую критику Клементса мы видим в работах акад. В. Н. Сукачева (1947, 1948), Н. Ф. Комарова (1940), А. А. Роде (1947) и других наших отечественных ученых.

Я ставлю своей задачей в настоящей заметке изложить основные понятия теории климакса и терминологию Клементса и дать несколько более подробную критику его учения.

Клементс рассматривает растительность с точки зрения фитоценологической и биоценологической, т. е. изучает «растительные сообщества» (в его терминологии) как определенные закономерные совокупности, связанные с условиями среды и с животным населением биоценозов. При этом он создал весьма сложную систему понятий, которая хотя и не содержит ничего принципиально нового по сравнению с идеями, выдвинутыми геоботаниками других направлений, но отличается прежде всего весьма оригинальной и запутанной терминологией и затем акцентацией на различие между сукцессионной и климаксовой растительностью.

Основная установка Клементса и заключается в проведении резкого различия между растительностью климаксовой (т. е. коренной, завершающей) и растительностью серий (т. е. временной растительностью).

Как известно, при заселении растениями какой-либо свободной территории, является ли эта территория первичносвободной (напр. аллювиальный речной песок) или вторичносвободной (напр. пашня), растительность претерпевает ряд смен (этот процесс американцы называют сукцессией), которые в результате приводят к «завершающей» («климаксовой) растительности на данном участке. В плакорных условиях эта завершающая растительность относится к определенному зональному типу, обусловленному климатической зональностью. В лесной зоне это будет лес, в степной — степь и т. д. Эту коренную зональную растительность Клементс называет климаксом.

По словам Клементса, идея климакса в растительности была впервые выдвинута Гультом (Hult) в 1885 г. и затем разработана Клементсом, который в 1916 г. ввел понятие климакса, как «сложного организма, неразрывно связанного со своим климатом» (Clements, 1936, 253).

Клементс в своей последней статье дает следующее определение климакса: «Климакс представляет собой высшую единицу растительности и, будучи таковой, образует основу для естественной классификации растительных сообществ. Отношение между климатом и климаксом должно рассматриваться как высшее, верховное отношение, интимная связь между которыми подчеркивается тем, что термин «климакс» образован от того же самого греческого корня, что и климат. Следовательно, при этом понимании, климакс неизменно употребляется в связи только с климатическим сообществом, а именно с формацией или ее высшими подразделениями». (Clements, 1936, 253).

Таким образом понятие «климакс» по своему объему прежде всего соответствует понятию растительной формации в том широком смысле, как приблизительно ее толковали Гризебах, Кернер, Шретер, Шимпер. В нашей терминологии понятие климакса в этом смысле соответствует более всего так называемому зональному

типу растительности, или подтипу или классу формации, определяющему растительную зону или подзону.

Но у Клементса понятие «климакс» имеет несколько иное значение. Наша система таксономических фитоценологических единиц: фитоценоз — ассоциация — формация — тип растительности представляет собою цепь понятий, из которых последующее является более общим по отношению к предыдущему. Начиная с ассоциации эти понятия представляют собою все более общий тип фитоценоза. У Клементса же его климакс и прочие его подразделения понимаются не как тип или абстракция, а как реальная совокупность всех климаксовых фитоценозов на всей площади, которую они занимают. Эта интерпретация климакса соответствует пониманию ассоциации как «реальности» у Браун-Бланке, у Алехина.

Поэтому у Клементса климакс-формация соединяет в себе и понятие зонального типа (или подтипа) растительности и самоё растительную зону или подзону в региональном смысле. Можно сказать, что по Клементсу «тело» климакса, сложного организма, распростершись на земной поверхности, занимает на ней определенное место.

Такое понимание климакса соответствует уподоблению его организму. Это уподобление климакса организму проводится Клементсом с достаточной последовательностью.

По этому поводу приведу следующую цитату: «Растительность, как каждый организм, не только проходит развитие, но и обладает структурой. Так же как высшее растение может быть разделено на корень, стебель, листья, цветы и плоды на основе структуры и функций, также и растительность может быть разделена на лес, степь, чепаррель (ксерофильные кустарники), тундру и т. д. на основе контроля климата... Крупные подразделения растительной формации, т. е. ассоциации могут быть сравнены с такими частями стебля или листа, как эпидермис, кора и сердцевина» [Уивер и Клементс (Weaver and Clements, 1929, 6)].

Грубость подобной аналогии, методологическая ошибочность которой очевидна, не смущает Клементса, и он основывается на ней в своих дальнейших рассуждениях о «развитии» климакса, о чем речь будет ниже.

Для выделения климаксов из всего растительного покрова земного шара Клементс предлагает несколько критериев (тестов). Прежде всего он говорит: «Видимое единство климакса является следствием в первую очередь жизненной формы доминантов, которая является конкретным выражением климата» (Clements, 1936, 255), т. е. все растительные группировки, объединяемые в климакс, имеют одинаковую жизненную форму доминантов. Но этот критерий является слишком общим, и Клементс считает необходимым принимать во внимание также 1) единство происхождения, 2) наличие общих видов (пердоминантов), которые в одних ассоциациях являются доминантами, в других присутствуют в меньшем обилии, 3) климатические различия, 4) однородность последних стадий сукцессии. Таким образом в пределах растительных группировок, имеющих одну и ту же жизненную форму, могут быть выделены несколько климаксов на основе остальных указанных критериев. Клементс приводит соответствующие примеры из американской растительности.

Климаксы в свою очередь объединяются в еще более крупные единицы: панклимаксы. Говоря словами Клементса, «панклимакс (происходящий от слова «παν», т. е. все, весь) включает два или более родственных климакса или формации с одинаковыми, в общем, климатическими явлениями, с теми же жизненными формами и с общими родами доминант» (Clements, 1936, 281). Для северного полушария Клементс указывает 6 панклимаксов: арктический, бореальный, лесной листопадный, степной, субтропический и тропический.

Таким образом панклимаксы Клементса представляют собой зональную растительность основных, климатически обусловленных, растительных зон земного шара; они образуют, по словам Клементса, «большую клисерию» (т. е. климатическую серию) для всего полушария.

Панклимаксы происходят от древних эоклимаксов, третичных или еще более ранних. Таким образом эоклимакс — это древний климакс, родоначальник современных панклимаксов, возникших из него в результате климатической дифференциации.

В соответствии с этим Клементс говорит о филогенезе климаксов. По Клементсу, подобно другим более простым организмам, каждый климакс не только имеет свой собственный рост и развитие, заключающееся в первичной и вторичной сукцессиях, но он также развивается из предшествовавшего климакса. Другими словами он обладает «онтогенезом и филогенезом».

Прежде всего следует указать на то, что термин «филогенез» применяется здесь Клементсом как следствие уподобления климакса организму. Даже буржуазные ученые, как указывает Д. Н. Кашкаров, возражают против такого уподобления. «К таковым следует отнести Браун-Бланке, Купера (Cooper), Глизона (Gleason), Тэнслей, Боденгеймера (Bodenheimer). Общий смысл этих возражений заключается в том, что наличие в животно-растительном сообществе столь высокой интеграции, чтобы

в нем можно было признать структуру, подобную структуре организма, ничем не доказано; что развитие растительно-животного сообщества может начинаться с совершенно различных исходных точек, а организм всегда развивается из яйца, что в растительно-животном сообществе нет селекции материи, необходимой для поддержания организма извне, нет ассимиляции, диссимиляции, транспорта и распределения веществ; зависимость целого от частей в сообществе неизмеримо меньшая чем в организме, что рост и смерть в организме и сообществе — совсем разные явления и т. д.» (Кашкаров, 1945).

Нет надобности подробно останавливаться на том, что такое уподобление является грубой методологической ошибкой. Фитоценоз, слагаясь сам из закономерного сочетания живых организмов и являясь органической частью всего природного комплекса (географического ландшафта), образует уже принципиально иную систему, подчиняющуюся иным закономерностям, чем растение-индивидуум (так же как человеческое общество в своем развитии подчиняется совершенно иным, по сравнению с индивидуумом-человеком, закономерностям). То, что для советских ученых, знакомых с методологией диалектического материализма, кажется азбучными истинами, для Клементса является ловушкой, в которую он неизбежно попадает, потому что он рассуждает о процессах развития, исходя из позиций метафизической методологии.

Так как фитоценоз и климакс не организм, а иная система, то и термин «филогенез» неприменим в данном случае. Для обозначения процесса развития растительности, идущего в соответствии с развитием всего природного комплекса, при котором происходят вековые смены формаций, новообразования формаций, ассоциаций и других категорий растительного покрова, В. Н. Сукачев предложил термин «филоценогенез». Проблема филоценогенеза в настоящее время активно разрабатывается советскими учеными (работы Сукачева, Сочавы, Городкова, Лавренко, Лескова, Синской, Тихомирова и т. д.). Надо сказать, что сама идея филоценогенеза возникла впервые в России (Краснов, Коржинский). Пачоский (1891) считал основным методом в геоботанике флорогенетическую трактовку растительного покрова. Таким образом в этом отношении русской науке принадлежит приоритет.

Сам процесс «филогенеза климакса» трактуется Клементсом механистически. Он путается в терминах «развитие» и «изменение» вследствие незнакомства с диалектической методологией, но его климаксы на деле не развиваются из эоклимаксов, а одни климаксы сменяются другими под влиянием крупных климатических изменений (напр. похолодание в ледниковом периоде, и т. п.), т. е. под влиянием внешней причины. Пока же тип климата не изменяется, климакс может оставаться стабильным в течение тысяч и миллионов лет.

Этой механистической концепции можно противопоставить концепцию советской геоботаники, лидером которой является акад. В. Н. Сукачев и которая основывается на том, что развитие фитоценоза происходит прежде всего в силу в нем самом лежащих противоречий, находящих выражение в борьбе за существование. Нет застывших климаксов, нет перерывов в ходе эволюции. Относительная же устойчивость «климаксов» не снимает развития.

По Клементсу, климакс как организм обладает и филогенезом и онтогенезом. Онтогенез климакса — это сукцессия, т. е. последовательность смен растительных группировок при заселении растительностью свободной территории. Клементс говорит «. . . каждая климакс-формация способна воспроизводить себя, повторяя с исключительной регулярностью стадии своего развития. История жизни формации является сложным, но закономерным процессом, сравнимым в его главных чертах с историей жизни индивидуума—растения. Климакс—формация является взрослым организмом, все начальные и средние стадии каждого являются стадиями развития» (Clements, 1936, 261).

«Подобно другим более простым организмам, каждый климакс. . . имеет свой собственный рост и развитие, заключающееся в первичной и вторичной сукцессиях. . . Другими словами он обладает онтогенезом» (Clements, 1936, 257).

Попутно отметим, что так же как неприменим по отношению к фитоценозам термин «филогенез», так же неприменимо и понятие онтогенеза, поскольку мы не имеем здесь дела с организмом, и процесс формирования фитогенеза не имеет ничего общего с онтогенезом организма-индивидуума; поэтому более уместным было бы применение здесь особого термина, например термина «неогенез», предложенного Сочавой.

Учение о сукцессиях разработано прежде всего Коуэлсом (Cowels), а затем Клементсом и другими американскими геоботаниками довольно подробно, хотя не более подробно, чем эти вопросы разработаны советскими геоботаниками, основывающимися на учении о сменах акад. Сукачева.

Прежде всего Клементс различает первичную и вторичную сукцессию. Первичная сукцессия имеет место при заселении территории, никогда ранее не имевшей растительного покрова (речные отложения, лавовые покровы и т. п.). Вторич-

ная — при заселении территории, на которой растительный покров уничтожен каким-либо внешним агентом (вспашка, пожар и т. п.).

В ходе сукцессии Клементс выделяет следующие процессы, имеющие существенное значение. После водворения первых редких поселенцев, происходит размножение растений, в результате которого индивидуумы группируются. Этот процесс называется агрегацией.

Все свободные участки заселяются далее растениями путем миграции, т. е. расселения растений при помощи семян, спор или других зачатков. Однако миграция приведет к заселению площади только тогда, когда проросшие растения приживутся на данном месте. Этот процесс называется эцезис. Результатом эцезиса явится конкуренция, возникающая тогда, когда растения начинают соприкасаться друг с другом.

Вслед за конкуренцией начинается процесс реакции, т. е. влияние самих растений на местообитание: растения затеняют почву, изменяют ее влажность, ее химический состав и т. д. и т. п. Растительность столь глубоко влияет на местообитание, что в результате имеют место смены растительных популяций, приводящие в конечном итоге к тому, что «растительность становится в равновесие со своим климатом» (Weaver and Clements, 1929, 6). Этот процесс носит название стабилизации и приводит к климаксу.

Позволю себе привести дословную цитату из Уивера и Клементса, поскольку в ней чрезвычайно четко формулируется основная идея Клементса: «Наконец растительность становится в равновесие со своим климатом; она стабилизируется. Если она будет срезана или сожжена, или данное место будет денудировано частично или полностью другим образом, процессы миграции, агрегации, эцезиса, конкуренции и реакции снова повторяются с кульминацией в стабилизации. Так, подобно всякому организму, растительность возникает, развивается, созревает, репродуцирует и может в конце-концов умереть» (Weaver and Clements, 1929, 6).

Попутно отмечу, что анализ процессов, происходящих во время сукцессии, не дает ничего принципиально нового, кроме оригинальной терминологии. В советской геоботанике сукцессии изучались и изучаются. Ведущим началом в этом направлении является теория смен акад. В. Н. Сукачева. Самим Сукачевым и целым рядом других ученых собран богатейший материал по сменам и первичным и вторичным.

Трактовка Клементсом процесса сукцессии и стабилизации глубоко ошибочна, методологически порочна и вредна.

Клементс делает резкий разрыв между «развитием» растительности, которое она претерпевает во время сукцессии, и стабильностью климакса. Коль скоро заканчивается сукцессия — развитие прекращается. Наступает состояние равновесия, устойчивости, стабильности, которыми отличается климаксовая растительность в противоположность «развивающейся» растительности так называемых «серий» (стадий сукцессии). Д. Н. Кашкаров (l. c.) правильно замечает, что у Клементса речь идет часто скорее не о развитии, а о формировании растительного покрова. Клементс энергично отстаивает свою идею стабильности климаксовой растительности. «При растущей тенденции уменьшить идею постоянства, маятник качнулся слишком далеко, и изменение оказалось доведенным до крайности»... (Clements, 1936, 255)..... «Можно с уверенностью утверждать, что стабилизация есть универсальная тенденция всей растительности под управлением климата». [1]

Климаксы характеризуются высокой степенью стабильности, насчитывая тысячи или даже миллионы лет существования. «Никто не представляет себе более ясно, чем сторонники сукцессии, что изменения (имеется в виду смена аспектов, погодные и др. — *В. А.*) являются постоянно совершающимися и всеобщими в своем действии, но при отсутствии цивилизованных людей они совершаются внутри системы климакса и не разрушают его» (l. c., 256).

Клементс говорит также: «... развитие каждый раз находит свой конец в сообществе, которое способно поддерживать свое существование при определенном климате, за исключением нарушений, производимых внешними воздействиями» (разрядка моя. — *В. А.*) (Clements, 1936, 261).

Застывшие, стабильные климаксы не изменяются, по Клементсу, миллионы лет, пока не изменится контролирующий их климат. Так, о происхождении современных панклимаксов Клементс говорит: «Ни один исследователь прошлой растительности не сомневается в том, что климаксы развивались, мигрировали и исчезали под принуждением больших климатических изменений» (l. c., 256).

«Эоклимаксы... были дифференцированы мировыми изменениями климата на существующие панклимаксы (панформации)» (Clements, 1936, 257); следовательно современные климаксы возникли из древних, благодаря изменению климата, т. е. внешних воздействий, нарушивших равновесие в климаксе.

Вот какова метафизическая основа так называемой «динамической экологии»,

---

[1] Clements (1936), l. c.

отрицающей развитие в коренной, зональной, климаксовой растительности. Методологическая установка Клементса ничем по существу не отличается от известной и осужденной советской геоботанической наукой механистической теории подвижного равновесия.

Изучать динамику растительности можно, только основываясь на методологии диалектического материализма, дающего нам всеобщие методы для познания процессов природы в их развитии. Попытка, предпринятая Клементсом, привела его неизбежно к неверным выводам, заключающимся в рассмотрении растительности, как чего-то неподвижного, застывшего.

Тов. Сталин говорит: «в противоположность метафизике диалектика рассматривает природу не как состояние покоя и неподвижности, застоя и неизменяемости, а как состояние непрерывного движения и изменения, непрерывного обновления и развития, где всегда что-то возникает и развивается, что-то разрушается и отживает свой век» (Сталин, 1938, стр. 101).

Приведу еще следующие слова Ленина: «Условие познания всех процессов мира в их «самодвижении», в их спонтанейном развитии, в их живой жизни, есть познание их как единства противоположностей. Развитие есть „борьба" противоположностей» (Ленин, 1928, стр. 297).

Сравним с теорией климакса, реакционная сущность которой особенно ярко выступила теперь на фоне приведенных цитат, основную концепцию советской геоботаники, лидером которой является акад. В. Н. Сукачев.

«Так как в фитоценозе... борьба за существование между растениями и приспособлений их к среде никогда не останавливается, то фитоценозы представляют собой динамическую систему, все время находящуюся в движении, все время то быстро, то медленно изменяющуюся». «Если ближе вникнуть в рассматриваемые смены (речь идет о так называемых эндодинамических сменах, когда растительность предоставлена сама себе. — *В. А.*), то увидим, что они в основном являются результатом последовательного развития растительного покрова на данном месте в силу тех внутренних процессов, которые в нем происходят. Здесь, в основном, источник движения фитоценозов лежит в них самих, в их жизнедеятельности. В этом случае можно говорить о самодвижении фитоценозов, которые являются результатом наличия внутренних противоречий в фитоценозе, находящих свое выражение в никогда не прекращающейся борьбе за существование между растениями. Но если источник развития фитоценозов, таким образом, лежит внутри их самих, то это развитие нельзя отрывать от среды, от условий местообитания, так как эти последние влияют на ход борьбы за существование между растениями и тем участвуют также в определении направления и темпа развития фитоценозов» (Сукачев, 1938). «Всякий фитоценоз не остается никогда неизменным», — говорит также В. Н. Сукачев.

Если мы обратимся к классификации смен Сукачева и его учении о биогеоценозе, то увидим, что его учение о сменах, основывающееся на изучении сущности фитоценоза, не только дает более полную и объективную картину развития растительности, но не приводит к тому методологическому тупику, к которому ведет метафизическое в своей основе учение Клементса.

Наша критика Клементса будет недостаточной, если мы не коснемся вопроса относительной стабильности коренной («климаксовой») растительности, которая в действительности имеет место в природе. Клементс придает этой стабильности абсолютное значение. Для него эта проблема основывается на положении: или покой (в климаксах) или развитие в сукцессиях. Мы смотрим на это иначе. Энгельс говорит: «Всякий покой, всякое равновесие только относительны» (Энгельс, 1948, стр. 57). Следующая цитата из Анти-Дюринга попадает Клементсу не в бровь, а в глаз, в ней лишь вместо «г. Дюринг» следует поставить «г. Клементс». «Бесспорно, что для нашего метафизика является твердым орешком и горькой пилюлей тот факт, что движение должно находить свою меру в своей противоположности, в покое. Ведь это — вопиющее противоречие, а всякое противоречие, по мнению г. Дюринга, есть бессмыслица...... Для диалектического понимания эта возможность выразить движение в его противоположности, в покое, не представляет решительно никаких трудностей. Для него вся эта противоположность является, как мы видели, только относительной; абсолютного покоя, безусловного равновесия не существует» (там же, стр. 59).

Дело заключается в том, что ход эволюции растительного покрова не прерывается, но он идет не плавно, а скачкообразно, как всякий процесс развития. Это — азбучная истина диалектического материализма. Отсюда относительная устойчивость коренной, климаксовой растительности. Она не отрицает развития, эволюции, но является лишь ее выражением, узловой точкой в ходе развития. Этой проблемой занимались советские геоботаники, и она не представляет для них трудности. Так, например, анализ этого вопроса с позиций материалистической диалектики мы видим в статье Б. Н. Городкова «Учение Клементса о климаксе и сукцессии» (Городков, 1942).

Ограничив этим критику положения о стабильности климаксов, я вернусь несколько к учению Клементса о сукцессиях.

По Клементсу ход сукцессии непрерывен. Различающиеся в нем стадии являются просто результатами разрезов, которые можно сделать в этом непрерывном процессе. Стадии составляют в каждом отдельном случае серию. Клементс дает следующую классификацию серий.

Первичные серии — Присерия — Prisere

Гидросерия — Hydrosere — (зарастающие водоемы)
Ксеросерия — Xerosere (заселение скал и песков)
Lithosere
Psammosere

Вторичные серии — Субсерии — Subsere.

Первичные серии начинаются с крайних условий и отличаются поэтому весьма специализированными формами. Вторичные серии протекают быстрее и требуют только последних стадий.

Каждая серия, по Клементсу, неизбежно заканчивается тем, что растительность приходит к своему мезофитному климатическому климаксу, т. е., например, в лесной зоне как на месте бывшего водоема, так и на месте голого песка в конце-концов возникает мезофитный для данного климата лес.

Термин клисерия употребляется для обозначения вековых смен, так как они происходят параллельно изменению климата.

Резкий разрыв между «развивающейся» растительностью серий и стабильной климаксовой находит свое воплощение и в терминологии Клементса. Терминология Клементса необычайно громоздка и сложна, при этом она идет в разрез со всей терминологией, установившейся в мировой науке в процессе истории развития геоботаники.

Клементс дает следующую таблицу климаксовых и сериальных единиц:

Эоклимакс
Панклимакс
Климакс (формация)

Climax **Климаксовая растительность**	Sere **Растительность серий**
Ассоциация — Assotiation	Ассоциес — Associes
Консоциация — Consotiation	Консоциес — Consocies
Фациация — Faciation	Фациес — Facies
Лоциация — Lociation	Лоциес — Locies
Социация — Sociation (Society — общество)	Социес — Socies
Ламиация — Lamiation	Ламиес — Lamies
Сацион — Sation	Сациес — Saties
Клан — Clan	Колония — Colony
	Фамилия — Family

Растительность сэрулей — Serule (миниатюрные сукцессии)
Ассоциуля — Associule
Консоциуля — Consociule
Социуля — Sociule

Ассоциация Клементса не имеет ничего общего ни с понятием, которое вкладывает советская (так называемая «ленинградская») школа в этот термин (тип фитоценоза — основная таксономическая единица фитоценологии, аналогичная виду в систематике растений), ни с более широким понятием, принятым Международным брюссельским конгрессом. Ассоциация Клементса — это самая крупная единица, следующая за климаксом. Клементс говорит: «В то время как единство формации основывается на широком распространении предоминантов, ассоциация отличается одним или более доминантом, свойственным только ей» (Clements, 1936, 273). Ассоциация — климатически обусловленная единица. Разделение климакса на ассоциации зависит от наличия климатических различий в пределах области, занятой климаксом. Таким образом реальная площадь, занятая климаксом, распадается на менее крупные районы, занятые ассоциациями.

Если климакс соответствует растительности зоны или подзоны, то ассоциация будет соответствовать коренной растительности более мелких подразделений: подзон или провинций и округов. В фитоценологическом отношении ассоциация Клементса более всего подходит к наиболее принятому у нас понятию растительной формации.

О фациации Клементс говорит: «Каждая фациация соответствует отдельному климату с реальной, но небольшой разницей в осадках, испарении или температуре. Она может быть охарактеризована одним или двумя доминантами» (Clements, 1936, 274). Фациации соответствуют более всего климатически замещающим группам ассоциаций, которые могут характеризовать еще более мелкие зональные подразделения, чем подзоны.

По словам Клементса «лоциация» есть подразделение фациации, характеризующееся более или менее местными различиями в обилии и группировании двух или более доминантов фациации. Лоциации могут зависеть в некоторой степени от эдафических различий в пределах площади, занимаемых фациацией, таких как почва, склон, экспозиция, высота» (Clements, 1936, 275). Повидимому лоциации Клементса до некоторой степени соответствуют нашим ассоциациям коренной, зональной растительности.

Несколько особняком стоит термин консоциация. Это — ассоциация, составленная одним доминантом. Так, например, леса из *Larix dahurica* представляют собой консоциацию Клементса. Смешанная же тайга из *Larix sibirica* и ели уже является ассоциацией.

Термины Society — общество или социация, а также ламиация, социон и клан относятся к растительным группировкам, состоящим из субдоминантов фитоценозов. Сюда относятся, например, ярус кустарников в лесах, лишайниковый покров в борах и другие подчиненные ярусы. Термин Society — общество или социация наиболее соответствует понятию синузии. Ламиация есть ярус социации. Сацион — это аспект социации. Клан — занимающая маленькую площадь — густая заросль особей одного вида, получившаяся в большинстве случаев в результате вегетативного размножения. Так, например, надо думать, пятна или латки *Stellaria holostea* или *Carex pilosa* в дубовом лесу Клементс назовет кланом.

Все эти термины относятся только к коренной «климаксовой» растительности. Для всех временных фитоценозов существуют другие названия, а именно ассоциации соответствует ассоциес, консоциации — консоциес и т. д. Так, например, заросли тростника в водоемах представляют собой консоциес, а полидоминантные фитоценозы водной растительности, например фитоценоз кубышки и кувшинки, должны называться ассоциес. И так далее.

Клементс выделяет еще ряд понятий и терминов для так называемых «сэрулей», т. е. миниатюрных сукцессий, протекающих, например, на гниющих бревнах, на коре и т. п. Фитоценозы, образующиеся здесь, будут называться ассоциулей, консоциулей, а маленькие группировки субдоминат — социулей.

Эти излишнее новаторство и громоздкость терминологии являются существенным недостатком учения Клементса. Надо думать, что если бы те же идеи были высказаны в обычных терминах (а сами-то идеи не представляют ничего особенного и оригинального), то и все учение Клементса не привлекло бы такого внимания. Таким образом «языколомная» терминология сыграла роль своеобразной рекламы.

Даже последователь Клементса американец Кейн возражает против некоторой части терминологии Клементса; так, например, он считает термин синузия более удобным, чем социация, социуля, соция, ламиация и др. (Cain, 1939).

Итак, по Клементсу, целый ряд серий, различающихся в зависимости от условий местообитания, в которых они начинаются, завершаются одним и тем же мезофитным климатическим климаксом. Эта теория единого климакса, теория моноклимакса встречает возражения даже со стороны буржуазных ученых.

Так, например, как указывает Кейн (1. с.), Ричардс описывает смешанный лес в Гвиане на тяжелых глинистых почвах и суглинках, который является типичным дождевым тропическим лесом, и «степной» лес на песчаных почвах, произрастающий при тех же климатических условиях. Он говорит: «Если строго следовать системе классификации растительности Клементса, то „степной“ лес нужно было бы, повидимому, рассматривать как тип преклимакса. Однако этот взгляд, как кажется, втискивает факты в искусственную схему, так как нельзя себе вообразить такие условия, которые превратили бы почву степного леса в почву смешанного леса. Никакая сукцессия, действительно существующая или предполагаемая, не может установить связь между этими двумя типами». Можно было бы привести много других примеров критики теории моноклимакса.

Для того, чтобы втиснуть факты в свою искусственную схему, Клементс дает ряд терминов для обозначения устойчивых фитоценозов, существующих в каком-либо районе наряду с мезофитным климатическим климаксом. Такими фитоценозами являются проклимаксы, включающие в себя субклимаксы и дисклимаксы. К субклимаксам относятся устойчивые фитоценозы, принадлежащие к какой-либо из серий, но остановившиеся в своем развитии на полпути, не дойдя до климакса благодаря постоянно действующему на них какому-либо фактору. Например, растительность болот, растительность песков будут представлять собой сублимаксы по Клементсу. Дисклимакс появляется результатом деградации климакса под влиянием воздействия какого-либо внешнего фактора, например выпаса. Так, например, алекториевые тундры на супесях в Восточной Сибири явились бы, по Клементсу, диклимаксом, так как в них съедобные лишайники уничтожены выпасом (сюда же относятся и другие случаи деградации растительности под влиянием выпаса). Клементс указывает также в качестве причины возникновения дисклимакса выборочную рубку, влияние вредителей и т. д. Кроме того, Клементс различает еще преклимакс и постклимакс. Это то, что мы на-

зываем экстразональной растительностью. Если начать свое пояснение с примера, можно указать на ландшафт степи с участками леса, встречающимися полосами вдоль рек, и, напротив, ландшафт южной окраины лесной зоны, где на южных склонах наблюдаются устойчивые степные фитоценозы. Участки степи в лесной зоне Клементс назовет преклимаксом (фитоценозы с низшей по сравнению с лесным климаксом жизненной формой), участки леса в степной зоне Клементс назовет постклимаксом (фитоценозы с высшей по сравнению со степным климаксом жизненной формой). Преклимаксу и постклимаксу Клементс приписывает реликтовое происхождение.

Возражать здесь приходится не столько против терминологии, как против той интерпретации, которую Клементс дает своим пре- дис- суб- постклимаксам. Все они, согласно теории моноклимакса, в конечном счете должны притти к состоянию мезофитного климатического климакса. Это утверждение Клементса представляет голую спекуляцию, а в некоторых случаях явно противоречит фактам. Если мы возьмем зону бореальных лесов на подзолистых почвах, то здесь найдем много фактов, связанных с процессами заболачивания (например, в связи с развитием ортштейнового горизонта в почве и др.), противоречащих искусственной теории моноклимакса.

В противовес теории моноклимакса Клементса, Никольс и Глизон (Nicols и Gleason) выдвинули теорию поликлимакса (в каждой климатической области может быть несколько климаксов в зависимости от различия в почвообразующих породах).

Остается разобрать, как рассматривает Клементс связь между фитоценозом и биоценозом. Клементс говорит: «Животные также должны рассматриваться как члены климакса» и «Климакс и биом (биоценоз. — *В. А.*) являются полными синонимами». Но вместе с тем, так как «растения производят», а животные потребляют, и, более того, «на суше растения образуют фиксированную основу биома в прямой связи с климатом, в то время как животные имеют вторичную связь как с растениями, так и с климатом», то «следует продолжать употреблять климакс для основы, составленной одними растениями». Характерна непоследовательность Клементса в этих рассуждениях, приводящая к отсутствию четкости в разграничении понятий климакс и биом (или фитоценоз и биоценоз). Утверждение «климакс и биом являются полными синонимами» неверно, ибо фитоценоз и биоценоз — различные понятия, а именно, фитоценоз является органической частью биоценоза. Если мы обратимся к советской геоботанической науке, то увидим, что проблема отношения между фитоценозом и биоценозом весьма полно разработана акад. В. Н. Сукачевым в его учении о биогеоценозе как части всего природного комплекса в целом (Сукачев, 1947).

Идеи Клементса получили довольно широкое применение в биоценологии. Биом (или биоценоз) рассматривается им также как организм. Эта идея последовательно проводится им и даже выдается за прогрессивную научную идею. Клементс и Шелфорд говорят, что «понятие сверхорганизма для смотрящего вперед биолога несомненно является магическим ключом («Сезам откройся» сказок), magna carta — для будущего прогресса» (Clements and Shelford, 1939, 24). Нам ясно, что и биоценоз, так же, как фитоценоз, ни в коем случае нельзя уподоблять организму, поскольку здесь мы имеем дело с качественно иной областью закономерностей.

У Клементса имеются свои «языколомные» термины для обозначения животных членов биома. Он говорит: «... по отношению к животным, членам биома, употребляется обозначение инфлуенты (influent — влияющее), в силу их влияния или взаимодействия в сообществе. Роль этого влияния зависит в значительной мере от жизненной формы растений и от размеров и обилия видов животных и проявляется главным образом во взаимодействиях в связи с пищей, материалом и убежищами». (Clements, 1936, 271). Доминантные виды животных обозначаются главным образом как «Перфлуенты (perfluent) — животные, в большем или меньшем количестве встречающиеся во всей формации; эуфлуенты (eufluent) — более или менее типичные для ассоциации или принадлежащие исключительно ей. Субфлуенты будут означать виды, имеющие меньшее значение, в то время как мелкие или микроскопические инфлуенты могут быть названы вефлуенты (vefluent)» (l. c., 271).

Как климаксы объединяются в панклимаксах, так биомы объединяются в панбиомы. Понятию древнего эоклимакса соответствует эобиом. В биоценологических построениях Клементса нашли отражение соответственно все те ложные его положения, о которых шла речь выше.

Выводы

Учение Клементса о климаксе содержит в своей основе порочную, вредную методологическую установку, рассматривающую климаксовую (коренную) растительность, как не способную к саморазвитию.

Одним из основных положений теории Клементса является уподобление климакса и биома организму, что представляет собой недопустимо грубую методологическую ошибку, из которой следует ложное уподобление первичной и вторичной сукцессии онтогенезу, а вековых смен климаксов — филогенезу.

Трактовка Клементсом процесса сукцессии, завершающейся стабилизацией, глубоко ошибочна и методологически порочна и вредна.

Теория моноклимакса, выдвинутая Клементсом, является искусственной и в значительной мере противоречащей фактам.

Один из недостатков учения о климаксе заключается в смешении в климаксовых единицах фитоценологических таксономических единиц с единицами региональными.

Терминология Клементса сложна и громоздка. Никем не оправдана ее полнейшая новизна по сравнению с уже принятой в мировой науке терминологией.

Таковы главнейшие отрицательные стороны учения Клементса, учения, именующего себя «динамической экологией» и в основе своей метафизического.

Извращающему закономерности природы учению Клементса следует противопоставить советскую геоботаническую науку, которая не только значительно раньше американцев начала изучать динамику растительности (Краснов, 1888; Пачоский, 1891; Сукачев, 1915), но, опираясь на методологию диалектического материализма и громадный фактический материал, собранный советскими учеными, создала научную систему, значительно полнее и глубже отражающую объективные закономерности развития растительности как части всего природного комплекса.

Литература

Городков Б. Н. (1942). Учение Клементса о климаксе и сукцессии. Природа. — Кашкаров Д. Н. (1945). Основы экологии животных. — Комаров Н. Ф. (1940). Идея развития и теория подвижного равновесия в современной геоботанике. Сов. бот., № 5—6. — Краснов А. Н. (1888). Опыт истории развития флоры восточного Тянь-шаня. Зап. имп. Русск. геогр. общ. XIX. — Ленин В. И. (1928). К вопросу о диалектике. Соч., т. XIII, изд. III, стр. 297. — Пачоский И. (1891). Стадии развития флоры. — Роде А. А. (1947). Эволюция почв и почвообразовательный процесс. — Сталин И. В. (1938). О диалектическом и историческом материализме. История Всесоюзной Коммунистической партии (большевиков), краткий курс. — Сукачев В. Н. (1915). Введение в учение о растительных сообществах. — Сукачев В. Н. (1938). Главнейшие понятия из учения о растительном покрове. Раст. СССР, т. I. — Сукачев В. Н. (1942). Идея развития в фитоценологии. Сов. бот., № 1—3. — Сукачев В. Н. (1947). Основы теории биогеоценологии. Юбилейный сборник, посв. 30-летию Вел. Окт. соц. рев., Изд. АН СССР, М.—Л. — Сукачев В. Н. (1948). Советское направление в фитоценологии. Вестник АН СССР, № 2. — Сукачев В. Н. (1947). Фитоценология, биогеоценология и география. Второй Всесоюзный геогр. съезд 25—31 янв. 1947 г. Тезисы докладов пленарных заседаний. М.—Л. — Энгельс (1948). Анти-Дюринг. ОГИЗ. — Cain (1939). The climax and its Complexities. The Amer. Midl. Natur., v. 21, № 1. — Clements (1936). Nature and Structure of the Climax, J. of Ecology, v. XXIV. — Clements (1916). Plant Succession, Washington. — Clements and Shelford (1939). Bioecology. — Weaver and Clements. (1929). Plant Ecology, New York.

Арктический институт
Ленинград

Получено 10 II 1948

Подписано к печати 25/X 1948 г. М 21764. Печ. л. 5.
Уч.-изд. л. 8 1/4. Тираж 3900. Зак. 3922.

4-я типография им. Евг. Соколовой треста «Полиграфкнига» ОГИЗа при Совете Министров СССР. Ленинград. Измайловский пр., 29.

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ ТОМ 33 (1948) № 5

СОДЕРЖАНИЕ

Адрес редакции: Ленинград, 22. Ул. Попова, 2, Всесоюзное Ботаническое общество

10 р. 50 к.

ОТКРЫТА ПОДПИСКА НА ЖУРНАЛЫ АКАДЕМИИ НАУК СССР на 1949 год

№№ п/п	НАИМЕНОВАНИЕ ЖУРНАЛА	Число номеров в год	Подписная цена	
			на 12 мес.	на 6 мес.
1	Автоматика и телемеханика	6	46 р.	22 р. 50 к.
2	Астрономический журнал	6	36 р.	18 р.
3	Биохимия	6	54 р.	27 р.
4	Ботанический журнал	6	63 р.	31 р. 50 к.
5	Вестник АН СССР	12	96 р.	48 р.
6	Вестник древней истории	4	120 р.	60 р.
7	Доклады АН СССР (без переплета)	36	360 р.	180 р.
8	Доклады АН СССР с шестью папками (коленкоровыми с тиснением) для переплета	36	385 р.	192 р. 50 к.
9	Журнал аналитической химии	6	36 р.	18 р.
10	Журнал общей биологии	6	45 р.	22 р. 50 к.
11	Журнал общей химии	12	180 р.	90 р.
12	Журнал прикладной химии	12	126 р.	63 р.
13	Журнал технической физики	12	144 р.	72 р.
14	Журнал физической химии	12	144 р.	72 р.
15	Журнал экспериментальной и теоретической физики	12	108 р.	54 р.
16	Записки Всесоюзного Минералогического общества	4	30 р.	15 р.
17	Зоологический журнал	6	54 р.	27 р.
18	Известия АНСССР, Отделение литературы и языка	6	54 р.	27 р.
19	Известия АН СССР, Отделение технических наук	12	180 р.	90 р.
20	Известия АН СССР, Отделение химических наук	6	63 р.	31 р. 50 к.
21	Известия АН СССР, Отделение экономики и права	6	45 р.	22 р. 50 к.
22	Известия АН СССР, серия биологическая	6	72 р.	36 р.
23	Известия АН СССР, серия географическая и геофизическая	6	54 р.	27 р.
24	Известия АН СССР, серия геологическая	6	90 р.	45 р.
25	Известия АН СССР, серия истории и философии	6	54 р.	27 р.
26	Известия АН СССР, серия математическая	6	54 р.	27 р.
27	Известия АН СССР, серия физическая	6	72 р.	36 р.
28	Известия Всесоюзного Географического общества	6	63 р.	31 р. 50 к.
29	Коллоидный журнал	6	45 р.	22 р. 50 к.
30	Математический сборник	6	90 р.	45 р.
31	Микробиология	6	54 р.	27 р.
32	Почвоведение	12	72 р.	36 р.
33	Природа	12	72 р.	36 р.
34	Прикладная математика и механика	6	63 р.	31 р. 50 к.
35	Советское государство и право	12	108 р.	54 р.
36	Советская этнография	4	90 р.	45 р.
37	Успехи современной биологии	6	60 р.	30 р.
38	Успехи химии	6	48 р.	24 р.
39	Физиологический журнал СССР им. Сеченова	6	72 р.	36 р.

Подписка принимается: Во всех конторах „Союзпечати", почтовых отделениях и в магазинах „Академкнига": в Москве (Пушкинская, № 23; и ул. Горького, 6); в Ленинграде, (Литейный пр., 53а), в Свердловске (ул. Малышева, 58), в Ташкенте (ул К. Маркса, 29), в Киеве (Б. Владимирская. 53).